

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
(МИНОБРНАУКИ РОССИИ)

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
(ЗИН РАН)

ОТЧЁТНАЯ  
НАУЧНАЯ СЕССИЯ  
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2018 г.

*ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ*

*15–17 апреля 2019 г.*

Санкт-Петербург  
2019



## **НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ АРАЛЬСКОГО МОРЯ**

**Н.В. Аладин, В.И. Гонтарь, Л.В. Жакова,  
И.С. Плотников, А.О. Смуров**

Аральское море расположено в Центральной Азии и первоначально имело площадь поверхности, равную таковой озера Виктория в Африке. В Аральское море впадают реки Амударья и Сырдарья, но более 50 лет назад большая часть их стока была направлена на орошение, и в результате этого Арал стал мелеть и осолоняться. В настоящее время остается менее 25% его первоначальной площади и менее 20% его объема. Увеличение солености привело к гибели многих видов рыб и беспозвоночных. Для того чтобы хотя бы частично сохранить биологические ресурсы, была предпринята инициатива по «мерам для местного улучшения состояния окружающей среды и санитарно-гигиенического развития в регионе Аральского моря», но она так и не была осуществлена связи с распадом СССР в 1991 г.

Новые независимые страны Центральной Азии создали в 1993 г. Международный фонд спасения Арала, и с тех пор были решены многие насущные проблемы сохранения и восстановления Аральского моря. Главным успехом стало строительство Кокаральской плотины между Большим и Малым Аралом, что привело к быстрым и существенным положительным изменениям как в рыболовстве, так и в окружающей среде. Но все еще сохраняется много проблем, как подытожили президенты Туркменистана, Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана и Узбекистана на собрании фонда в 2018 г.

В настоящее время местные жители и правительство Казахстана обсуждают идею реконструкции Кокаральской плотины, а также постройку еще двух плотин, каждая из которых будет удерживать воду и, таким образом, локально увеличивать площадь остаточных водоемов Арала, особенно его самой северной части – Малого Аральского моря. По нашему мнению, самой большой нерешенной проблемой являются мелководные водохранилища в дельте Амударьи, где вода быстро испаряется, но ее можно сохранить, если перенаправить ее в глубоководное Западное Большое Аральское море.

Сохранение и восстановление восточной части Большого Аральского моря, к сожалению, в настоящее время является невыполнимой задачей. Восстановление небольших частей, таких как Малое Аральское море, может привести (и уже привело) к значительным улучшениям как окружающей среды в целом, так и экономического положения местного населения. Продолжается работа над восстановлением Араль-

ского моря, что является очень сложной задачей как с научной, так и с политической точки зрения. Для этого нужны как честные, преданные своему делу люди, так и широкое международное сотрудничество.

Работа выполнена в рамках плановой темы «Систематизация биоразнообразия солёных озёр и неполносоленых внутренних морей в зоне критической солёности, изучение солонатоводных видов с целью выяснения сходства и различия эволюции их фаун и их роли в солонатоводных экосистемах» (AAAA-A17-117030310206-6).

## **АНАМОРФОЗ У ПИКНОГОНИД (CHELICERATA: Pycnogonida)**

**Н.В. Алексеева**

Морские пауки, или пикногониды – это небольшая группа примитивных членистоногих, единственная в ветви хелицерат, представители которой сохранили и олигосегментную личинку, и анаморфоз.

Для исследования были собраны взрослые особи *Nymphon brevirostre*, *N. grossipes*, *Pseudopallene spinipes* (УНБ СПбГУ, Белое море) и *Pycnogonum litorale* (ММБИ, Баренцево море). Животные были выведены в культуру, которая была источником материала. Животные были обработаны по стандартным методикам. Для выделения возрастных стадий (далее стадий) использован стандартный для эуартропод маркер – линька.

Продемонстрировано, что разнообразие личинок пикногонид достаточно велико. С одной стороны, оно отражает разнообразие условий среды, в которой они обитают. С другой стороны, несомненно, в облике личинки имеются признаки, характерные для молодежи и взрослых особей конкретного вида. Дальнейшее развитие животных происходит относительно единообразно. По характеру протекания анаморфного периода мы выделили три группы пикногонид: орто-, пара- и криптопротонимфальную.

Анаморфоз ортопротонимфальных пикногонид начинается с четырехсегментной личинки, протонимфона. Этот вариант развития наиболее продолжителен, и сегменты тела формируются строго последовательно, не более одного сегмента за стадию. Мы полагаем, что данный вариант был исходным у морских пауков. К данной группе пикногонид мы отнесли *N. brevirostre* и *P. litorale*. В качестве базовой схемы анаморфоза мы определили схему, характерную для пикногонид *N. brevirostre*. Их анаморфоз – самый продолжительный, состоит из семи ста-

дий. Анаморфоз у *P. litorale* протекает сходным образом, однако за счет акселерации развития последнего свободного сегмента тела у *P. litorale* он сокращается на одну стадию и включает всего шесть стадий. Это – единственный известный нам вариант сокращения анаморфоза у ортопротонимфальных пикногонид.

В парапротонимфальным пикногонидам мы отнесли тех, чье постэмбриональное развитие начинается с крупных лецитотрофных личинок. Тело последних включает более четырех посткокулярных сегментов. Недостающие сегменты тела у этих форм образуются последовательно, как и у ортопротонимфальных пикногонид. У *N. grossipes* и *P. spinipes* анаморфный период включает только шесть и четыре стадии соответственно; часть сегментов закладывается еще в яйце.

Наконец, анаморфоз криптопротонимфальных пикногонид наиболее сильно модифицирован, встречается у представителей семейства фоксихилидид. Из яйца выходит небольшой трехсегментный протонимфон. Такие пикногониды развиваются стремительно, в течение пяти стадий. На третьей стадии закладываются практически все сегменты тела, что и сокращает анаморфный период.

Таким образом, несмотря на относительное разнообразие личиночных форм у пикногонид, их развитие протекает относительно единообразно. Базовый вариант предполагает отсутствие какого-либо сокращения анаморфного периода. Модификация базовой схемы развития заключается в 1) акселерации развития терминальных сегментов тела, 2) формировании части сегментов во время эмбриогенеза или 3) закладке более одного сегмента за одну стадию. На основании этого выделены три группы пикногонид.

Исследование поддержано грантом РФФИ (проект № 18-34-00611) и выполнено на базе ресурсных центров СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и «Обсерватория экологической безопасности».

## **УХОВЕРТКИ ПОДСЕМЕЙСТВА ANATAELIINAE (DERMAPTERA, PYGIDICRANIDAE) – ВОЗВРАЩЕНИЕ РАЗОРВАННОГО АРЕАЛА**

**Л.Н. Анисюткин**

Радиация базальных групп современных ухверток (Neodermaptera), а именно – представителей семейств Pygidicranidae, Diplatyidae и Karshiellidae, происходила в конце мезозоя (Shcherbakov, 2002; Grimaldi,

Engel, 2005). Большинство ухверток из этих групп ценофилы и имеют относительно узкие ареалы, что делает их перспективным объектом для зоогеографических реконструкций.

Род *Anataelia* Bolivar, 1899 был описан по единственному виду *A. canariensis* Bolivar, 1899 с острова Тенерифе. Позднее были описаны еще 2 вида с Канарских островов. Род *Challia* Burt, 1904 был также описан по единственному виду, *Ch. fletcheri* Burt, 1904, из северо-восточного Китая, причем еще в первоописании было отмечено его сходство с *Anataelia*. Позднее еще 7 видов были описаны из восточного Китая, Кореи, Вьетнама и Лаоса.

Подсемейство Anataeliinae Burt, 1909 исходно включало 2 рода: *Anataelia* и *Challia*. Такое понимание подсемейства сохранялось вплоть до работы Штайнманна (Steinmann, 1973), в которой род *Challia* был выделен в монотипическое подсемейство *Challiinae* Steinmann, 1973 на основании единственного признака – присутствия хорошо развитых аролиумов. У представителей *Anataelia* аролиумы полностью отсутствуют. В остальном представители родов *Anataelia* и *Challia* имеют много общих морфологических признаков как во внешней морфологии, так и в строении гениталий самцов.

Представители рода *Anataelia* обитают на лавовых потоках, очень бедных растительностью, или в пещерах, тогда как представители *Challia* населяют ландшафты с хорошо развитой растительностью. Наличие или отсутствие аролиума отражает не столько филогенетические отношения, сколько особенности биологии, а именно – способность к перемещениям по вертикальным и гладким поверхностям, поэтому я считаю выделение подсемейства *Challiinae* совершенно необоснованным.

Таким образом, Anataeliinae демонстрируют интересный случай разорванного ареала: Канарские острова, с одной стороны, и Восточная и Юго-Восточная Азия, с другой. Можно предположить, что современный ареал носит реликтовый характер, и его фрагментация связана с глобальными климатическими и тектоническими изменениями, происходившими в конце мезозоя – начале кайнозоя.

Ухвертки семейства Pygidicranidae существовали уже в «среднем» мелу (апт – сеноман). Конфигурация материков, а именно простиравшийся в широтном направлении Тетис (Smith, Smith, Funnell, 1994) и теплый влажный климат (Семихатов, Чумаков, 2004) сделали возможным существование единой фауны ортоптероидных насекомых от котловины Карибского моря до Юго-Восточной Азии, в конце мезозоя – начале кайнозоя. Вполне возможно предположить, что предки современных анателиин были широко распространены по берегам Тетиса.

Фрагментация ареала могла быть вызвана глобальными климатическими изменениями, связанными с переходом от термо- к криоэре в конце эоцена – олигоцене и закрытием Тетиса на рубеже олигоцене – миоцена. По-видимому, главную роль сыграло не похолодание, а иссушение климата. Последний удар, после которого ареал *Anataeliinae* принял современный вид, был нанесен плейстоценовыми оледенениями.

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А19-119020690101.

**РОЛЬ КЛЮЧЕВОГО ВИДА В ОРГАНИЗАЦИИ  
ЛИТОРАЛЬНОГО СООБЩЕСТВА НА БЕЛОМ  
МОРЕ (НА ПРИМЕРЕ ХИЩНОГО БРЮХОНОГОГО  
МОЛЛЮСКА *AMAUROPSIS ISLANDICA* (NATICIDAE:  
CAENOGASTROPODA)**

**Д.А. Аристов**

*Amauropsis islandica* – один из четырех известных из Белого моря видов семейства Naticidae, представители которого питаются моллюсками, перфорируя их раковины. Таким образом, изучение раковин с отверстиями сверления может стать важным источником информации о распространении натицид, их рационе и пищевых предпочтениях. Целью данной работы стала оценка роли *Amauropsis islandica* в организации литоральных сообществ в двух небольших губах в вершине Кандакшского залива Белого моря.

Материалом для работы послужили данные мониторингового исследования литоральных сообществ, а также садковые эксперименты, имевшие целью выяснить различные аспекты питания *A. islandica*. Основными полигонами для исследований являлись участки литорали в Южной губе о. Ряжков (67°00'с.ш. 32°34'в.д.) (с 2001 г.), а также с 2007 г. – в безымянной губе на о. Большой Ломнишный (66°58'с.ш., 32°37'в.д.). Ежегодно в начале июля в пределах исследовательских полигонов брали по 10–16 количественных проб с площади 0.25 м<sup>2</sup> для учета *A. islandica* и 0.033 м<sup>2</sup> для учета моллюсков (количественно) и других представителей макробентоса (качественно).

Было выяснено, что, хотя на беломорской литорали *A. islandica* поедает практически все доступные ему виды моллюсков, основную роль в питании играет массовая литоральная форма *Macoma balthica* (Bivalvia: Tellinidae). Среднемноголетняя плотность хищников на исследовательских полигонах составляет 7–10 экз./м<sup>2</sup>, что на порядок превышает известные плотности других видов натицид в иных местообитаниях. Доля

перфорированных раковин в общем пуле ракуши маком в литоральном грунте составляет 50% и более. Молодь *A. islandica* демонстрирует видовую селективность в питании, предпочитая массовому брюхоногому моллюску *Hydrobia ulvae* менее обильную на литорали макому. Хищник выбирает для атаки наиболее крупных из доступных ему особей *M. balthica*, причем по мере роста *A. islandica* его размерные предпочтения смещаются в сторону все более крупных маком. Нам удалось показать на примере долговременных наблюдений, что размер и плотность *A. islandica* являются предикторами среднего размера *Macoma balthica* в Южной губе. Поскольку в результате питания хищника наиболее крупные особи маком в поселении элиминируются, связь между указанными параметрами – обратная. Изменение среднего размера *M. balthica* за счет *A. islandica* может иметь не только популяционный, но и биоценотический эффект.

Проект частично поддержан грантом РФФИ № 18-34-00405, а также средствами по теме «Динамика структуры и функционирование экосистем Белого моря и сопредельных арктических морей» (№ АААА-А19-119022690122-5).

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФАУНЫ ПОЛИХЕТ В КОВШОВОЙ ГУБЕ ЛОВ

**К.Л. Биягов**

В середине июля 2015 г. нами были проведены гидробиологические и гидрологические исследования губы Лов Кандалакшского залива. Район исследований представляет собой губу ковшового типа с вертикальной стратификацией вод и частично или полностью изолированной фауной, в которой на небольших глубинах присутствуют арктические элементы.

Были выполнены 32 станции (12 литоральных и 20 сублиторальных). Сублиторальные пробы были взяты дночерпателем ван Вин 0.1 м<sup>2</sup> и промыты на системе сит с диаметром ячеек 5, 2 и 1 мм. Литоральные пробы отбирали рамкой 1/40 м<sup>2</sup> и промывали через сито 1 мм.

В ходе обработки собранного материала были идентифицированы 233 таксона макрозообентоса, из которых 79 представлены многощетинковыми червями.

Обнаружено 2 новых для Белого моря вида рода *Bylgides*: *B. elegans* (Theel, 1879) и *B. groenlandicus* (Malmgren, 1867). В процессе определения названных видов было отмечено, что в базах данных ББС ЗИН РАН род *Bylgides* указан как *Antinoella* и представлен видами *A. badia*



и *A. sarsi*, что противоречит таксономической структуре как рода, так и семейства в целом. Исходя из современных представлений, целесообразно все ранее определенные *A. badia* перевести в *B. promamme*, а *A. sarsi*, не встречающиеся в Арктике, – в *Bylgides* sp.

Зоогеографический анализ комплекса полихет губы Лов выявил 11 арктических, 41 бореально-арктических, 14 бореальных и 4 вида-космополитов.

В литоральных сообществах на фукоидах преобладал *Alitta virens* (Sars, 1835), в то время как в сублиторали, в бентосных сообществах на мягких илисто-глинистых грунтах, основную биомассу и плотность поселения в комплексе полихет создавали седентарные грунтоеды семейств Spionidae [*Spio filicornis* (Muller, 1776)], Paraonidae (*Aricidea nolani* Webster et Benedict), Orbiinidae [*Scoloplos acutus* (Verrill, 1873)] и Cirratulidae [*Chaetozone setosa* Malmgren, 1867 и *Tharyx marioni* (Grube, 1863)]. На грубообломочном материале, подстилаемом песком, преобладали обростатели-сестонофаги семейства Spiroboridae [*Bushiella quadrangulris* (Stimpson, 1854) и *Circeis spirillum* (Linne, 1758)]. Независимо от горизонтального и вертикального расположения станций пробоотбора, почти везде с плотностью поселения до 250 экз./м<sup>2</sup> и биомассой до 0.3 г/м<sup>2</sup>, встречался эррантный хищник *Micronephtys neotena* (Noyes, 1980).

Работа выполнена в рамках Госзадания № АААА-А17-117021300219-7 и при поддержке гранта РФФИ № 15-29-02507-офи\_м.

## НОЧНАЯ МИГРАЦИЯ ПТИЦ В ХАКАСИИ

**В.Н. Булюк, А.Ю. Синельщикова, М.Ю. Марковец, К.В. Большаков**

Через территорию Хакасии, расположенную на юге центральной части Сибири, осенью птицы мигрируют к местам зимовок в Африке, Индии, Китае и в странах юго-восточной Азии, а весной возвращаются обратно к местам своих гнездовий в Западной и Восточной Сибири. На путях птиц, летящих осенью на юго-запад в сторону африканских и индийских зимовок, находятся величайшие пустыни и горные системы мира: пустыни Аравийского полуострова, Каракумы, Кызылкумы, Такла-Макан, горные хребты Тянь-Шаня, Памира и Гималаев. Птицы, которые мигрируют к южным и юго-восточным азиатским зимовкам, должны преодолеть пустыню Гоби и Тибетское плато высотой 4–6 км. Природные условия в пустынях и горах резко отличаются от тех, в которых обитают эти виды птиц в летний период или на зимовках. Огромные аридные пространства и великие горные системы Африки и Азии могут

рассматриваться в отношении лесных, водных и околородных птиц как экологические и физические барьеры. До настоящего времени неизвестно, как птицы, пролетающие через Хакасию, преодолевают эти барьеры: прямо пролетают над ними или облетают их с запада и востока.

В 2015 и 2016 гг. в Хакасии, в пойме р. Абакан, в периоды весенней и осенней миграции мы провели наблюдения в телескоп за птицами, пролетающими на фоне диска Луны. Этот метод позволяет отмечать птиц почти во всем высотном диапазоне миграции (за исключением высот до 100 м), рассчитывать для них высоту и направление полета, определять их численность на уровне крупных систематических групп (Большаков, 1985). По данным отловов паутинными сетями весной и осенью на дневных остановках у воробьиных – наиболее многочисленной группы мигрантов, были исследованы 1) соотношение численности ночных мигрантов, пролетающих к разным ареалам зимовок, 2) продолжительность миграционных остановок, 3) энергетическое состояние птиц этой группы.

По данным наблюдений «лунным методом» ночная миграция птиц в районе исследования была отмечена у представителей 9 отрядов. Рассчитанный весенний суммарный ночной поток через фронт в 1 км составил около 295200 птиц, а осенний – 924100 птиц. Подавляющее большинство всех отмеченных птиц были представителями отряда воробьиных. Весной и осенью их доля в общем потоке составляла соответственно 76% и 89%. Во время весенней миграции наиболее интенсивный пролет отмечен в диапазоне 101–200 м, а во время осеннего пролета – в диапазоне 200–300 м. Средняя высота весенней ночной миграции составила 300 м (медиана 200 м), осенней – 390 м (медиана 300 м). Весной только 69% всех птиц пролетело в сезонных направлениях северной половины компасного круга, в основном в NNE-NE-NEE (33% всего потока) и NWW-NW-NNW секторах (28%). Осенью 26% всех мигрантов ориентировали свой полет в юго-восточной, а 46% – в юго-западной четверти компасного круга. Остальные птицы (28%) были отмечены летящими в обратных сезону направлениях.

Анализ данных дневных отловов 1108 особей воробьиных ночных мигрантов на остановке показал, что если весной в отловах преобладали птицы, пролетающие с зимовок в Африке и равнинных частях Индии к юго-западу от Гималаев, то осенью значительную часть составляли птицы, летящие к зимовкам восточнее Индостана. Продолжительность остановок составляла от 1 до 12 дней (в среднем около 3 дней). Многие птицы во время остановки имели высокие жировые запасы и значительно увеличивали массу тела.

Сравнение данных по численности и направленности сезонных ночных миграционных потоков птиц, полученных в Хакасии и Центральной Азии от Каспийского моря до северных предгорных и горных районов Тянь-Шаня (Дольник, Большаков, 1985; Дольник, 1990; Большаков, 2002, 2003) позволяет считать, что во время весенней миграции многие птицы избегают пролетать над неблагоприятными горными хребтами Гималаев и Тибетского плато, предпочитая облетать их через менее высокие горные системы и аридные районы соответственно с запада и востока. Осенью масштабы такого огибания меньше, чем весной.

Исследования поддержаны Зоологическим институтом РАН (номера гос-тем: АААА-А16-116123010004-1 и АААА-А19-119021190073-8).

#### **РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ КРУГЛОПЕРЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА CYCLOPTERIDAE (COTTOIDEI)**

**О.С. Воскобойникова<sup>1</sup>, А.М. Орлов<sup>3</sup>, С.Ю. Орлова<sup>3</sup>,  
О.Ю. Кудрявцева<sup>2</sup>, М.В. Назаркин<sup>1</sup>, Н.В. Чернова<sup>1</sup>,  
О.А. Мазникова<sup>3</sup>**

*<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;*

*<sup>2</sup>Мурманский морской биологический институт РАН;*

*<sup>3</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Москва*

До недавнего времени исследования остеологии и родственных отношений круглופерых рыб семейства Cyclopteridae ограничивались работой Уэно (Ueno, 1970), в которой круглופерые были разделены на два подсемейства – Cyclopterinae и Artocyclinae. На основании литературных и собственных данных по внешней морфологии, строению скелета и сеймосенсорной системы 22 видов круглופерых нами в 2016 г. впервые на большом числе видов и морфологических признаков была разработана кладограмма родственных отношений круглופерых рыб (Воскобойникова и др., 2016). Годом позже вышла работа Оку с соавторами (Oku et al., 2017), в которой также были использованы как остеологические и внешне-морфологические признаки, так и отдельные признаки строения сеймосенсорной системы 18 видов круглופерых. Оку с соавторами не включили в рассмотрение признаки наружного скелета. С использованием кладистического анализа авто-

ры разработали схему родственных отношений круглופерых рыб, существенно отличающуюся от ранее предложенных Уэно (Ueno, 1970) и нами, и новую классификацию Cyclopteridae. Ее новшеством по сравнению с классификацией Уэно было создание нового подсемейства Eumicrotreminae с родами *Cyclopsis* и *Eumicrotremus*. В синонимию последнего попали представители родов *Cyclopteropsis*, *Lethotremus*, *Georgimarinus* и *Microancathus*. Причиной этого объединения послужила нерешенная политомиа в двух терминальных кладах филогенетической схемы, относимых авторами к роду *Eumicrotremus*. Целью нашего исследования было дальнейшее развитие проблемы родственных отношений и классификации круглופерых рыб с использованием морфологических и молекулярных методов.

При построении кладограммы на основе морфологических признаков мы исключили из рассмотрения ряд видов круглופерых, у которых до настоящего времени известны только нерестовые самцы (Kai et al., 2015; Воскобойникова и др., 2017). Практически сюда попали все виды рода *Cyclopteropsis*, а также *G. barbatus* и *E. eggvinii*. В результате таксон-признаковая матрица включила 23 вида круглופерых, 3 вида из перечисленных выше внешних групп и 81 признак. Получены 2 дерева с показателями: длина 240, CI 43, Ri 54. Кладистический анализ в целом подтвердил возможность разделения круглופерых на три подсемейства, предложенных Оку с соавторами (Oku et al., 2015). Помимо этого, он выявил правомерное выделение видов *Lethotremus* в отдельный род. Это же относится к *E. soldatovi*, который может быть выделен в самостоятельный род. Остальные виды *Eumicrotremus* образовали три клады, по-видимому, представляющие собой группы видов. Первая из них включила прогенетические виды, обнаруживающие тенденцию к сокращению размеров тела и частичной или полной редукции ряда морфологических признаков. Две вторые группы различаются параметрами строения наружного скелета, но демонстрируют полноценное развитие всех морфологических признаков и увеличение размеров тела.

Полученные нами результаты в основном подтверждены данными молекулярного анализа, которые показывают обособленное положение *Cyclopterus*, *Aptocyclus*, *L. awae*, *E. soldatovi* и *E. derjugini* от остальных видов *Eumicrotremus*, а также его последующую дифференциацию.

Работа поддержана гостемой № АААА-А17-117030310197-7 и проектом РФФИ № 16-04-00456.

## СЛУЧАЙ МЕЖРОДОВОГО СПАРИВАНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ RHOPALIDAE (HETEROPTERA) С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ГИПОТЕЗЫ «КЛЮЧ–ЗАМОК»

Д.А. Гапон

Рассмотрен случай спаривания самца *Corizus hyoscyami* и самки *Rhopalus parumpunctatus*, наблюдаемый в природе. Изучено строение гениталий этих видов, их функционирование (с использованием оригинального метода гидравлического раздувания эдеагусов при помощи стеклянных микрокапилляров) и возможность осуществления функции структурной изоляции.

Тестируя гипотезу «ключ–замок», часто о наличии или отсутствии функции структурной изоляции гениталий судят по степени их различий, причем анализируют только видимые снаружи части гениталий, обычно не приходящие в непосредственный контакт как конгруэнтные структуры. Последними у Heteroptera и многих других насекомых являются эндосома, в покое впяченная в теку, и гинатриальный мешок. Именно они являются собственно ключом и замком. Вообще, структуры терминалий насекомых, участвующие в копуляции, можно разделить на три группы по их функциям: 1) вспомогательные структуры, выполняющие сенсорную функцию и служащие для подготовки к контакту (парамеры, фаллобаза и тека у самцов; генитальные пластинки, триангулом и иные части вестibuлюма у самок); 2) структуры, служащие для взаимного закрепления гениталий во время спаривания (мембранозные и склеротизованные лопасти конъюнктивы или везики, спикулы, зубцы, поля шипиков и т.п. у самцов; карманы и складки гинатриального мешка у самок) и 3) структуры, участвующие в непосредственном переносе семенной жидкости (вершина везики у самцов и гинатриальный конус у самок).

Очевидно, что в рассмотренном случае межродового спаривания, длившегося не менее 20 мин, функция заякоревания эдеагуса была осуществлена, и, судя по строению соответствующих частей гениталий, у обоих видов она выполняется одинаково, чего нельзя сказать о функции структур, обеспечивающих перенос семенной жидкости. Для обоих видов характерно сложное осуществление этой функции, причем у *Rh. parumpunctatus* более сложное, чем у *C. hyoscyami*.

При спаривании самца *C. hyoscyami* и самки *Rh. parumpunctatus* неконгруэнтность дистальной части везики и дистальной части гинатриального конуса может вести к тому, что из-за широкого вторичного гонопора везика не способна проникнуть в узкое входное

отверстие протока гинатриального конуса; кроме того, очевидно, чтобы преодолеть изгиб дистального отдела гинатриального конуса, везика должна обладать соответствующим изгибом перед вершиной и осуществлять поворот, имеющий место у *Rh. parumpunctatus*. В итоге неспособность везики нормально проникнуть в проток дистальной части гинатриального конуса должна привести к прободению стенки протока, травмированию дистальной части везики или, по крайней мере, к закупориванию вторичного гонопора, который упрется в стенку гинатриального конуса в месте его изгиба.

В гипотетическом случае спаривания самца *Rh. parumpunctatus* с самкой *C. hyoscyami*, кажется, ничего не мешает дистальной части везики проникнуть в дистальную часть гинатриального конуса, имеющую широкий просвет протока, и совершить поворот в ней. Однако правая лопасть базальной части везики в этом случае не сможет зацепиться за складку стенки базального отдела гинатриального конуса и натянуть эту стенку. Вследствие этого длинный вершинный участок дистальной части везики не сможет войти в дистальный отдел гинатриального конуса, а перевернется и изогнется вправо внутри базального его отдела. Это не позволяет полностью исключить возможности проникновения сперматозоидов в сперматеку, которые могут мигрировать из участка гинатриального конуса около протока сперматеки в ее капсулу, привлекаемые секретом апикальных клеток. Однако количество сперматозоидов, попавших в капсулу, в случае такого спаривания должно быть невелико, учитывая объем базальной части гинатриального конуса у *C. hyoscyami*, и то, что он широко открыт вентрально. Такая миграция для сперматозоидов, вероятно, затруднительна, поскольку для их миграции из капсулы сперматеки в непарный яйцевод через базальную часть гинатриального конуса служит специальный желобок на его дорсальной стенке.

Таким образом, морфологическая и функциональная неконгруэнтность генитальных структур 3-й группы обеспечивает невозможность нормального осеменения как в прямом, так и в реципрокном спаривании рассматриваемых видов.

Работа выполнена в рамках темы гос. заданий АААА-А19-119020690101-6.

## МШАНКИ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В.И. Гонтарь, Т.А. Шарапова

Мшанки как обрастатели часто играют важную роль в сообществах перифитона и широко распространены в морских и континентальных водоемах. Нередко филактолематы доминируют среди гидробионтов. В ряде случаев как активные фильтраторы при обильном развитии они играют огромную роль в самоочищении водоема (Протасов, 1994). Литература по пресноводным мшанкам Сибири не очень многочисленна: Гонтарь (2010) приводит 17 видов. Западная Сибирь – наименее изученный район в отношении распространения, экологии и систематического состава пресноводных мшанок. Т.А. Шарапова (2009) указывает в зооперифитоне водоемов Тюменской области 10 видов мшанок: представитель Gymnolaemata – *Paludicella articulata* (Ehrenberg, 1810), а Phylactolaemata – *Cristatella mucedo* Cuvier, 1798; *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768); *P. corraloides* Allman, 1850; *P. repens* (L., 1758); *P. casmiana* Oka, 1907; *P. emarginata* Allman, 1844; *P. fruticosa* Allman, 1844; *Hyalinella punctata* Hancock, 1850; *Fredericella sultana* (Blumenbach, 1779).

Точка зрения, что большинство мшанок предпочитает лимнические биотопы без течения водоемам с чистой обогащенной кислородом проточной водой, не подтверждена современными исследованиями. Т.А. Шарапова (2009) отметила, что наибольшее видовое богатство встречено в реках (преимущественно в малых) (54%), озерах (35%); меньше видов найдено в протоках (6%) и водоеме-охладителе. Мшанка *Plumatella fruticosa* обитает в северной части области. Для ее стагобластов характерна более округлая форма по сравнению с европейской территорией (Lacourt, 1968). *P. emarginata* – один из наиболее часто встречающихся видов преимущественно в малых реках (75%). *P. fungosa*, широко распространенная в европейской части страны, встречалась в реках и протоках не часто, наиболее обычна для озер. *P. repens* встречалась редко. К самым интересным находкам относится *P. casmiana* и *P. corraloides*. Вид *H. punctata* характерен для Голарктики, широко известен во всем мире, но проверенные образцы известны только из Великобритании, Ирландии, Европы, Северной Америки и Северной Азии. В водоемах европейской части России и сопредельных территорий этот вид встречается, но его нельзя отнести к широко распространенным, в отличие от водоемов Западной Сибири, где он может рассматриваться как обычный.

В последние годы использование электронно-микроскопической техники позволило внести некоторые изменения в описание и идентификацию видов, связанные с изучением ультраструктуры статобластов. Флотобласты филактолемных мшанок видоспецифичны. Вариабельность размеров флотобластов высока даже в близко расположенных водоемах. По распределению мшанок в водоемах различного типа Западной Сибири можно выделить три группы. На развитие колоний и, как следствие, распространение могут оказывать влияние особенности гидрохимического режима водоемов, трофический статус, твердые субстраты, температурный режим. При высокой заболоченности зон тайги и лесотундры Западной Сибири для большей части водоемов отмечены низкие показатели pH. Важную роль играют мшанки в перифитоне водоемов-охладителей.

«Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия солёных озёр и неполносолёных внутренних морей в зоне критической солёности, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах». Гостема на 2019–2021 гг. №АААА-А19-119020690091-0.

## **ТРУДНОСТИ КЛАССИФИКАЦИИ ANTHOZOA: ОШИБКИ ПРИ УПОТРЕБЛЕНИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ**

**С.Д. Гребельный**

Классификация коралловых полипов (Anthozoa) долгое время полагалась на признаки внешнего сходства полипов. Позднее она стала опираться на черты внутреннего, анатомического строения. Несмотря на это, несовершенное описание уклоняющихся представителей этой группы несколько раз все же приводило к курьезным результатам.

В 1886 г. А.А. Коротнев изучил животное очень необычного облика, собранное им в тропических водах между Борнео и Суматрой и названное *Polyparium ambulans* Korotneff, 1886. Им опубликован рисунок колонии 7 см длиной, которая была «способна менять место и заползать на маленькие камешки». Верхняя ее поверхность была покрыта полипами, которые располагались поперечными рядами. У полипов не было глотки и щупалец, а «вся внутренность колонии была разделена поперечными перегородками на сегменты». По обоснованному заключению Карлгрена (Carlgren, 1905) *Polyparium* представлял собой



отрубленный драгою край ротового диска актинии семейства Stichodactylidae (отряд Actiniaria), у которой многочисленные щупальца сидят рядами над межмезентериальными промежутками.

В 1981 г. Б.В. Преображенский описал другое неизвестное животное, *Bothwellia australense* Preobrazhensky, 1981, обнаруженное им тремя годами ранее у берегов Австралии. Оно «принадлежит к кишечнополостным, так как обладает одновременно признаками медузы, актинии и мягкого альционариевого коралла». Собрать и зафиксировать экземпляр не удалось в связи с заповедным режимом Большого Барьерного Рифа. Организм имел форму сплюснутого шара диаметром около 40 см. В верхней части имелось большое отверстие, составлявшее пятую часть диаметра тела и окруженное зазубренным воротничком. В отверстие была видна внутренняя поверхность нижней части животного, покрытая мелкими «полипоидами». По-видимому, этот же или близкий вид, был позднее подробно описан под именем *Amplexidiscus fenestrafer* Dunn et Hamner, 1980 (отряд Corallimorpharia).

Наконец, третий удивительный вид первоначально был описан как *Bolocerooides daphneae* Daly, 2006 с Восточно-Тихоокеанского поднятия, и принадлежность этой крупной актинии к семейству Bolocerooididae (отряд Actiniaria) первоначально не вызывала сомнения. Но в 2014 г., тот же автор, проводя с группой коллег широкое сравнение актиний при помощи молекулярных маркеров, выделил для него новый род *Relicanthus* и семейство Relicanthidae, для которого не смогли указать ясного систематического положения. При первом обращении к материалу (Daly, 2006) вид занял свое естественное, ожидаемое положение в системе, а при ревизии (Rodríguez et al., 1914) приоритет был безоговорочно отдан молекулярным признакам, что привело к разрушению классификации.

Пытаясь понять причины необыкновенно сильных генетических отличий этой актинии, я рассмотрел изменчивость рибосомных маркеров (12S, 16S, 18S и 28S), чаще всего используемых при сравнении нуклеотидных последовательностей животных. Проследив сходство близких родов актиний, например, *Hormathia* и *Calliactis* (сем. Hormathiidae), мы легко убедимся в том, что выявляемая степень родства зависит от выбора маркера. Приходится констатировать, что явная несогласованность нуклеотидных замен в тексте разных маркеров наблюдается не только у актиний, но также у коловраток (Rotatoria), губок (Porifera) и многих одноклеточных организмов. По-видимому, она свидетельствует о том, что эволюция генов низших животных – подобно тому, что наблюдается у Prokaryota – более независима, чем у позвоночных. Горизонтальный перенос генов или иные процессы «незаконной» рекомбинации, пока не

принимаемые во внимание молекулярной филогенетикой, нередко нарушают сопряженное изменение маркеров (Khesin, 1984; Zhuchenko, Korol, 1985; Golubovsky, 2000; Shestakov, 2009), поэтому выделение новых крупных таксонов на основании одних только различий в сиквенсах нужно признать неоправданным.

Работа выполнена в рамках ГЗ АААА-А17-117030310207-3 с использованием материалов уникальной фондовой коллекции «УФК ЗИН РАН», рег. № 2-2.20.

## **ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КЛАССИФИКАЦИЙ ЧЕРЕПАХ В ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРИОД**

**И.Г. Данилов**

Классификации (системы) черепах доэволюционного периода (1766–1871; периоды см. Gaffney, 1984) строились на признаках внешней морфологии, отражающих приспособления черепах к среде обитания, и состояли из темпорарных таксонов, выделяемых только на основании сходств и различий современных групп (терминология – Несов, 1989). Так, в классификации Штрауха (Strauch, 1862) черепахи делились на Testudinida, объединяющих Chersemyda (большинство скрытошейных черепах) и Chelyda (бокошейные черепахи), Trionychida (Trionychidae) и Cheloniida (морские черепахи). В эволюционный период (1871 – наши дни) в основу классификаций были положены остеологические признаки, а в их составе появились градистские (уровни организации, парафилетические группы) и генеалогические (монофилетические группы) таксоны.

Классификации сначала редко, а затем все чаще стали сопровождаться филогенетическими схемами, которые первоначально соответствовали классификациям лишь частично. В классификации Копа (Cope, 1871) черепахи делились на Athesae (Dermochelyidae), Cryptodira и Pleurodira. При этом Athesae рассматривались как более примитивная группа, что было закреплено Долло (Dollo, 1886) в виде противопоставления их Thescophora (Cryptodira и Pleurodira). В классификациях конца XIX – начала XX вв. (см. Hay, 1908) доминировало деление Thescophora на Amphichelydia (примитивные группы), Cryptodira, Pleurodira и Trionuchoidea. В классификациях середины XX в. (Williams, 1950, и др.) черепахи делились на Amphichelydia, Cryptodira и Pleurodira, а Dermochelyidae (Athesae) и Trionychidae (Trionuchoidea) рассматривались в составе Cryptodira, которые разделялись

на надсемейства: Testudinoidea, Chelonioidea, Dermochelyoidea, Carettochelyoidea и Trionyuchoidea.

Перестройка системы черепах на кладистических принципах, осуществленная Гэффни (Gaffney, 1975, и др.), привела к сохранению в ней только генеалогических и градистско-генеалогических таксонов. Филогенетическая схема (кладограмма) стала предшествовать классификации и точно соответствовать ей. Для полного отражения филогенетических отношений в классификации стали вводиться дополнительные ранги, которые отражали последовательность дивергенций таксонов, а не уровень их различий. По сравнению с предшествующим этапом из классификаций исчезли Amphichelydia, представители которых были распределены между Proganochelydia (Proganochelytidae; базальные черепахи) и Casichelydia (Cryptodira и Pleurodira; кроновые черепахи), для которых был разработан целый ряд новых таксономических концепций (Gaffney, Meylan, 1988; Gaffney et al., 2006, 2011).

Однако вскоре новые данные по ископаемым черепахам и совершенствование методов филогенетического анализа привели к увеличению группировки базальных черепах, т. е. по сути – к возрождению концепции Amphichelydia (Joyce, 2007, и др.), а результаты морфологических и молекулярных филогенетических исследований (Shaffer et al., 1997, и др.) заставили отказаться от большинства таксономических концепций, предложенных Гэффни, и частично вернуться к более ранним построениям. Произшедший одновременно с этим переход большинства исследователей филогении черепах на неранговую номенклатуру в соответствии с принципами филокодекса (Joyce et al., 2004) привел к тому, что результаты филогенетических реконструкций, за редкими исключениями (Данилов, 2013; Данилов и др., 2017), перестали отображаться в виде традиционных классификаций.

Для современных черепах предложены две параллельных классификации – филогенетическая линнеевская и филокодексная (Rhodin et al., 2017). Филокодексная классификация всех (современных и ископаемых) черепах сложна для восприятия и не отражает информацию о потенциальных предковых таксонах (парафилетических группах). Создание актуальной традиционной классификации всех черепах требует разработки ясного алгоритма «чтения» кладограмм и конверсии филогенетических таксонов в традиционные.

Работа выполнена в рамках плановой темы АААА-А19-119020590095-9.

## РАЗНООБРАЗИЕ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФАУНЫ BRYOZOA В ГРЕНЛАНДСКИХ ВОДАХ АРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА

Н.В. Денисенко<sup>1</sup>, М.Е. Бличер<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;*

<sup>2</sup>*Гренландский институт природных ресурсов, г. Нуук*

Исследование фауны мшанок (Bryozoa) в водах Гренландии началось во второй половине 18-го столетия, и к 1920 г. уже было известно около 200 видов, обитающих в западной и юго-восточной частях гренландского шельфа (Osburn, 1919). Это число возросло до 308 после объединения нами сведений, представленных Р. Осборном, и данных, опубликованных во второй половине прошлого века (Клюге, 1962; Колтун, 1964; Hansen, 1962; Piepenburg, 1998) и в начале 2000-х (Kuklinski, 2009). Несмотря на обилие фаунистической информации анализ географической изменчивости видового разнообразия мшанок на гренландском шельфе оставался невозможным из-за отсутствия координатной привязки и описания местообитаний для большинства находок. В 2016 г., в течение одного навигационного сезона, в водах Гренландии были выполнены траловые сборы Bryozoa на 146 станциях, расположенных в юго-восточном (ЮВ), юго-западном (ЮЗ) и северо-западном (СЗ) секторах гренландского шельфа. Обработка нового материала позволила выявить семь новых для фауны Гренландии видов, и соответствующий список группы достиг 315 таксонов.

Наблюдаемое на гренландском шельфе видовое богатство мшанок сопоставимо с таковым в Баренцевом море и на шельфе Исландии – районах Арктического региона, которые аналогичным образом подвержены значительному влиянию Гольфстрима. На материалах 2016 г. нами установлено, что количество видов Bryozoa у берегов Гренландии статистически достоверно уменьшается с глубиной, а значимое обеднение фауны с юга на север подтверждает мнение многих исследователей о снижении видового разнообразия в направлении от экватора к полюсам. В то же время региональные вариации температуры не могут быть квалифицированы как фактор, влияющий на изменение видового богатства.

Анализ биогеографического состава фауны мшанок показывает значительное превалирование арктических (А) форм над бореальными (В) как в целом по району (соответственно 21 и 14%), так и в большинстве выделенных секторов. Вместе с тем постанционное соотношение видов этих двух биогеографических категорий может значительно ме-

няться. Картирование данных изменений позволяет провести границу между бореальной Атлантической и Арктической областями, соответствующую 50% соотношению бореальных и арктических элементов в фауне. Она начинается у западных берегов Гренландии на 72.5°с.ш. и по выгнутой к западу дуге идет в южном направлении к о. Диско, от южного побережья которого поворачивает на юго-запад к 67°с.ш. В восточной части обследованного района положение границы выражено нечетко из-за недостаточного количества выполненных станций, но там отмечается явное преобладание бореальных видов на арктическими. Соотношение В:А с ростом глубины меняется, что указывает на определенную зависимость распространения от положения водных масс. Кроме того, MDS-анализ видового состава мшанок указывает на фаунистическую обособленность СВ, СЗ, ЮВ и ЮЗ секторов, что позволяет рассматривать их как принадлежащих к разным биогеографическим провинциям Арктического региона.

Работа выполнена в рамках темы «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий» (АААА-А19-119020690072-9) и при поддержке гранта РФФИ № 18-05-60157\18.

## **К.М. ДЕРЮГИН И ИЗУЧЕНИЕ ЯЩЕРИЦ КАВКАЗА (LACERTIDAE)**

**И.В. Доронин, М.А. Доронина, Л.Я. Боркин**

Константин Михайлович Дерюгин (1878–1938) – зоолог и организатор науки, отличавшийся широтой научных интересов, но в первую очередь известный как выдающийся морской гидробиолог. Однако свою научную деятельность он начал с полевых исследований по фауне позвоночных, а также со сравнительной анатомии рыб, лишь затем полностью перейдя к гидробиологии. Под влиянием известного натуралиста и путешественника Н.А. Зарудного (1859–1919) псковский гимназист Дерюгин увлекся изучением птиц. Студентом Императорского Санкт-Петербургского университета он совершил несколько дальних фаунистических поездок, в 1897 г. обследовал низовья реки Обь (Дерюгин, 1898), в 1898 г. работал в юго-западном Закавказье (Чорохский край) и в окр. г. Трапезунд (ныне – Трабзон, Турция). Опубликованные им материалы (Дерюгин, 1899, 1901) были полезны для изучения герпетофауны этого региона. Позднее (1906) он напечатал статью о ящерицах и змеях из Закаспийской области.

В своей главной герпетологической статье «Материалы по герпетологии юго-западного Закавказья и окрестностей Трапезонда» (1901) К.М. Дерюгин определил зелёных ящериц из окр. Артвина как «*Lacerta viridis* var. *strigata*», обратив внимание на некоторых из них с «чрезвычайно оригинальной окраской»: у них зелёный цвет спины был заменён тёмно-бурым с кофейным оттенком и пятью бледно-жёлтыми полосами вдоль тела. Позже Луи Ланц и Отто Сирен (Lantz, Cyrén, 1920) описали новый подвид зелёной ящерицы *L. viridis media* (в настоящее время – *Lacerta media*), к которому и относятся эти экземпляры. Отмечая разногласия среди герпетологов относительно её таксономического статуса (разновидность или вид), Дерюгин отстаивал реальность полосатой ящерицы. Обсуждая родственные связи *L. strigata* и считая её разновидностью зелёной ящерицы, он выступил с критикой взглядов известных зоологов. Опровергая мнение Франца Лейдига (Leydig, 1872) о том, что *L. strigata* – всего лишь крупная береговая «разность» скальной *L. muralis*, К.М. Дерюгин в качестве доказательства привёл различия между этими ящерицами не только в фоллидозе, но и в предпочитаемых биотопах. Он также не был согласен с Карлом Кесслером (1878), который воспринимал *L. strigata* как «замечательную разность», якобы демонстрирующую начало преобразования *L. viridis* в *L. agilis*. По мнению молодого Дерюгина (1901: 94), благодаря разнообразным физико-географическим условиям, свойственным Кавказу как горной стране, «скорее можно ожидать расхождение видовых признаков, а не редукцию их, а потому весьма естественнее видеть в *L. strigata* обыкновенную *L. viridis*, видоизменившуюся в местную форму» под влиянием этих условий.

Наибольшее внимание в своей статье К.М. Дерюгин уделил скальным ящерицам, обозначенным им как *L. muralis* (туріса). Он первым отметил чрезвычайно высокую изменчивость ряда признаков у пойманных им особей из окр. Трабзона, что впоследствии подтвердил И.С. Даревский (1967) на материале из ряда пунктов между Трабзоном и Синопом. Эти сведения важны для изучения систематики комплекса *Darevskia (rudis)*, так как именно Трабзон – типовое местонахождение *Lacerta depressa* var. *rudis* Bedriaga, 1886 (Доронин, 2017).

На основе сопоставления своих сборов и коллекций Зоологического музея (= ЗИН РАН) К.М. Дерюгин попытался провести ревизию скальных ящериц Кавказа. Его выводы полностью совпали с воззрениями немецкого зоолога Оскара Бёттгера (1844–1910) об обитании на Кавказе и в Малой Азии только «*Lacerta muralis*» (ныне – род *Darevskia*). Среди кавказских ящериц К.М. Дерюгин смог чётко выделить типичную

*L. muralis* и её разновидность *var. depressa* Camerano, 1878, возникшую в черноморской полосе Закавказья. Проникновение «*L. muralis*» на Кавказ, по его мнению, происходило с севера через Крым либо по предполагаемой горной гряде, либо с помощью человека как случайный завоз. Вместе с тем Дерюгин отрицал реальность описанных Бёттгером (Boettger, 1892) *var. raddei* и *var. valentini*, рассматривая их как проявление индивидуальной изменчивости *L. muralis*. По его мнению (с. 100), в пользу этого говорит и совместное обитание этих разновидностей в среднем течении Аракса, так как при скрещивании «ничтожные систематические признаки», различающие их, должны сглаживаться. Понадобилось более полувека, чтобы тезис Дерюгина был опровергнут И.С. Даревским (1967), обработавшим более 5000 экз., из которых четверть была добыта им лично.

Из лацертидных ящериц Дерюгин (1901) собрал также *L. agilis* *var. exigua* (в настоящее время – *L. a. grusinica*) из Батуми, новый вид, названный в его честь А.М. Никольским (1898) *L. derjugini*, а также стройную змееголовку *Ophiops elegans* (обе из окр. Артвина).

В конце статьи К.М. Дерюгин (1901, с. 107–110) привёл список герпетофауны Кавказа и Закавказья, который насчитывал 63 вида (с указанием разновидностей). Среди них хвостатые (4) и бесхвостые (10) амфибии, черепахи (3), ящерицы (22) и змеи (24). Из ящериц семейства Lacertidae перечислены 10 видов. Помимо рассмотренных выше, это также *L. praticola*, *L. brandti*, *Eremias velox*, *E. arguta* и *E. pleskei*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-00040 и в рамках гостемы № АААА-А19-119020590095-9.

Памяти  
Андрея Владимировича Бочкова  
(1968–2018)

## ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ – ПАЗИТОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗООЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ РАН

Е.В. Дубинина, С.В. Миронов

Отряд акариформных клещей (Acariiformes), самый крупный среди Acari, включает более 30 тыс. видов в мировой фауне и, в том числе, свыше 2 тыс. видов различных таксономических групп, представленных постоянными паразитами млекопитающих. В связи с многообразием форм

их паразитических отношений с хозяевами, исследования этих групп чрезвычайно важны для понимания путей возникновения и эволюции паразитизма, и процессов формирования экологических и морфологических адаптаций живого организма к паразитическому образу жизни. При этом целый ряд семейств этих клещей, таких как Sarcoptidae, Psoroptidae (Astigmata), Demodecidae и Trombiculidae (Prostigmata), включают большое число видов, являющихся паразитами человека и домашних животных, и имеют важное медицинское и ветеринарное значение.

В 1930 г. в Зоологическом музее Академии наук СССР старшим зоологом и заведующим отделом паразитологии музея становится Евгений Никанорович Павловский (1884–1965), а с 1944 г. он – директор Зоологического института АН СССР. Именно с этого времени в институте начались планомерное накопление и исследование материалов по паразитам млекопитающих и птиц, собранным в возглавляемых им экспедициях в Средней Азии, Сибири и Иране. При Евгении Никаноровиче, связывающем свою научную деятельность с «запросами жизни», был собран большой материал по эктопаразитам сельскохозяйственных животных во многих регионах СССР. В 1947 г. из Военно-медицинской академии в Зоологический институт приходит В.Б. Дубинин (1913–1958). Его акарологические исследования были посвящены прежде всего всестороннему изучению перьевых клещей надсем. Analgesoidea (3 тома серии «Фауна СССР», 1951, 1953, 1956), изучение которых в институте в настоящее время продолжается С.В. Мироновым. Кроме этого, более 30 работ Дубинина были посвящены эктопаразитам млекопитающих (строение, экология, биология и зоогеография). Он является автором первого определителя родов паразитических акариформных клещей на русском языке в монографии «Клещи грызунов фауны СССР» (1955) (серия «Определители по фауне СССР»), а также сводки «Чесоточные клещи. Их биология, вред в сельском хозяйстве, меры профилактики и борьбы с ними» (Дубинин, 1954). С 1958 г. в институте начинает работать В.И. Волгин (1912–1979), и он занимается паразитическим, гнездовыми и свободноживущими клещами из групп Prostigmata Astigmata. Важнейшим итогом его исследований явилась монография серии «Определители по фауне СССР» – «Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны» (1969). Исследования астигматических клещей сем. Chirodiscidae и Listrophoridae, специфичных бобрам и ондатрам, проведенные Е.В. Дубининой (1964, 1972), позволили описать феномен множественного видообразования в пределах рода паразитов на одном хозяине, позже названный «филогенетической сингоспитальностью» (Бочков, Миронов, 2008).



С конца 80-х годов исследования паразитических акариформных клещей млекопитающих в Зоологическом институте продолжил Андрей Владимирович Бочков (1968–2018), ещё лаборантом начавший определять и описывать накопившиеся материалы по эктопаразитам грызунов и опубликовавший свою первую научную работу в 1989 г. На первых порах его интерес был связан с клещами сем. *Myobiidae*, и в дальнейшем разработка филогении этой группы стала темой его кандидатской диссертации, защищенной в 1999 г. Круг научных интересов Бочкова быстро расширялся и вскоре охватывал практически все группы акариформных клещей, постоянно паразитирующих на млекопитающих как из подотряда *Astigmata*, так и *Prostigmata*. В исследовании этих групп он не ограничивался систематикой: его интересовали морфологические адаптации, возникающие при паразитировании, вопросы филогении и сопряженной эволюции с хозяевами, пути становления и развития паразитизма в этих группах в целом. Огромную роль в развитии Бочкова как акаролога сыграла его годичная стажировка (2001) в Крелевском институте естественных наук Бельгии у крупнейшего акаролога второй половины XX века А. Фэна (A. Fain). Результатом их совместных исследований стали многочисленные публикации. Работа с собственными сборами в многочисленных экспедициях, материалом мировых акарологических коллекций, сотрудничество с крупнейшими акарологами мира сформировала Андрея Владимировича как специалиста мирового уровня в области систематики и филогенетики акариформных клещей (волосяных, чесоточных, миобиид и хейлетид). В 2012 г. он защитил докторскую диссертацию «Акариформные клещи (Acari: Acariformes) – постоянные паразиты млекопитающих: филогения, систематика и паразито-хозяйинные связи». Более десятка его статей последнего десятилетия были посвящены филогении различных семейств паразитических акариформных клещей, вопросам видообразования и эволюции как самих паразитических клещей, так и их хозяев, а также обоснованию современных представлений о макрофилогении акариформных клещей (*Chelicerata: Acariformes*) (Миронов, Бочков, 2009). За весь период научных исследований им опубликованы 213 научных работ (в том числе 5 монографий), описаны 443 новых вида клещей, установлены 43 рода и 7 таксонов уровня подсемейств. К сожалению, монографии по филогении чесоточных клещей сем. *Psoroptidae* и волосяных клещей сем. *Atopomelidae* остались незавершенными. За годы работы в ЗИН РАН им была собрана, упорядочена и каталогизирована коллекция мировой фауны паразитических акариформных клещей – паразитов млекопитающих, сохраняемая в лаборатории паразитических членистоногих для

дальнейших исследований. По его инициативе продолжено создание на русском языке базы данных клещей сем. Cheyletidae, Psorergatidae, Demodicidae и Myobiidae – постоянных паразитов млекопитающих фауны бывшего СССР.

Работа выполнена в рамках госзадания (№№ тем АААА-А17-117042410167-2 и АААА-А19-119020790133-6).

## **ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ HYDROZOA В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ**

**Н.Е. Журавлева, С.Г. Денисенко**

Первые данные о гидроидах (Hydrozoa) Баренцева моря появились более 150 лет назад. В первые годы исследований (мы располагаем данными с 1855 г.) было описано порядка 30 видов гидрополипов, а уже в начале XX века обнаружены 63 вида. За всю историю исследований в море зарегистрированы 138 видов Hydrozoa, относящихся к 78 родам, 35 семействам, 6 отрядам, но систематика группы со временем меняется, и сейчас мы можем говорить лишь о 133 видах, 78 родах, 35 семействах и 6 отрядах.

В основу настоящей работы положены материалы, собранные в 2003–2008 гг. в Баренцевом море с использованием дночерпателя ван-Вина и трала Сигсби.

Распределение видов Hydrozoa по водоему весьма неравномерно. Наибольшее их разнообразие наблюдается в западной части моря, вблизи архипелага Шпицберген, и в юго-восточной – в районе Печорского моря. Локальные максимумы биомассы гидроидов в значительной степени совпадают с областями максимального разнообразия видов, и их значения достоверно зависят от глубины местообитания, процентного содержания гравия и алеврита в донных осадках. В центральной части моря, наименее подверженной гидрологическим флуктуациям, количество гидроидов во всех отношениях мало, и, как правило, они представлены единственным видом (*Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925), сумевшим приспособиться для жизни на мягких грунтах.

Ареалы баренцевоморских гидроидов можно распределить по 19 биогеографическим группам. Разнообразие обуславливается географическими и гидрологическими особенностями водоема. Основа фауны – бореально-арктические виды (рядом с тепловодными часто сосуществуют и холодноводные элементы фауны). Морфологическая изменчивость многих видов указывает на то, что они постоянно

претерпевают изменения, связанные, возможно, с флуктуациями среды обитания.

Зона равного соотношения бореальных и арктических видов, и их биомасс в Баренцевом море проходит двумя широкими клиньями до северного побережья Норвегии и следует далее вдоль 70°с.ш. в направлении Печорского моря до пролива Карские ворота. Также она выклинивается на северо-востоке – южнее Земли Франца-Иосифа и в районе желоба Святой Анны, куда с севера могут заходить трансформированные атлантические воды, проникающие в полярный бассейн вдоль материкового склона, севернее Шпицбергена. Сопоставление соответствующих карт для настоящего периода исследований позволяет полагать, что западная часть моря, южные прибрежные мелководья и вышеназванные северо-восточные районы населены преимущественно бореальными, а не арктическими формами гидроидов, в то время как центральные области заняты в основном бореально-арктическими видами.

Работа выполнена в рамках темы «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий» (AAAA-A19- 119020690072-9) и при поддержке гранта РФФИ № 18-05-60157\18 «Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз».

**ПРЯМОЙ КОНТАКТ ПАРАЗИТА С НЕРВНОЙ  
СИСТЕМОЙ ХОЗЯИНА КАК ОДИН ИЗ АСПЕКТОВ  
ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НА  
ПРИМЕРЕ КОРНЕГОЛОВЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CIRRIPEDIA:  
RHIZOSERIALA) И ИХ ХОЗЯЕВ (CRUSTACEA: DECAPODA)**

**А.А. Миролюбов**

Корнеголовые ракообразные – высокоспециализированная группа паразитических раков. Одной из адаптаций к паразитизму является их способность изменять физиологический статус и поведение хозяина, однако до сих пор не известны механизмы этого воздействия. В данной работе были исследованы представители двух семейств корнеголовых ракообразных – сем. Sacculinidae: *Polyascus polygenea* и *Sacculina pilosella*; сем. Peltogastridae: *Peltogaster paguri* и *Peltogastrella gracilis*. С помощью гистологических методов, ТЕМ и CLSM удалось обнаружить места непосредственного контакта паразита с центральной нервной системой хозяина. Столоны паразита проникают под оболочку ганглиев

брюшной нервной цепочки хозяина и внедряются в нервную ткань. При этом значительно изменяется как общая морфология, так и тканевая структура и ультраструктура этих столонов по сравнению с обычными трофическими столонами.

Некоторые различия в строении и ультраструктуре столонов наблюдаются и между разными видами корнеголовых раков. Однако, несмотря на различия в строении этих структур у разных видов, исходя из структурной гомологии, мы предполагаем, что они выполняют схожую функцию. Ультраструктура клеток и кутикулы столонов, располагающихся в нервной ткани, указывают на крайне высокий уровень метаболической активности и транспорта веществ. Мы предполагаем, что данные столоны играют значительную роль в регуляции взаимодействия между паразитом и хозяином. Вероятно, именно с помощью этих видоизменённых столонов паразит напрямую воздействует на нервную систему хозяина, что, в свою очередь, приводит к изменению уровня нейросекреторных гормонов и поведения зараженного хозяина.

Кроме того, в ходе исследования было обнаружено, что трофические столоны паразита оплетены сетью из нервных волокон хозяина. Скорее всего, данный феномен также можно рассматривать как один из вариантов тесных паразито-хозяинных взаимодействий.

Данное исследование проведено в рамках проекта РФФИ № 18-34-00727 мол\_а.

## **УСЛОЖНЕНИЕ СТРОЕНИЯ ВОДОНОСНОЙ СИСТЕМЫ У ИЗВЕСТКОВЫХ ГУБОК (CALCAREA): ОТ КЛАССИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ К СОВРЕМЕННОЙ КЛАССИФИКАЦИИ**

**Е.А. Нефедова**

Известковые губки как наиболее просто организованные животные обладают небольшим набором признаков, пригодных для построения их классификации. Еще во второй половине XIX века Геккель (Haeckel, 1872) разделил всех известковых губок (в соответствии с устройством их водоносной системы) на три семейства: Ascones, Sycones и Leucones. Именно эти названия в дальнейшем закрепились и до сих пор употребляются зоологами для описания этого признака. Позднее Н.Н. Полежаевым (Polejaeff, 1883) и Минчином (Minchin, 1900) были описаны промежуточные между сиконом и лейконом планы строения, а Дюбоском

и Тюзе (Duboscq, Tuzet, 1937; Tuzet, 1973) был исследован переход от аскона к сикону в течение одного онтогенеза. Благодаря этим работам сложилось представление об усложнении структуры водоносной системы и постепенном переходе от аскона к сикону и далее к лейкону.

Вплоть до 90-х годов прошлого века широкое распространение имела классификация, основанная на разделении группы по иному признаку – по характеру внутренней выстилки парагастральной полости. Она предполагала деление всех известковых губок на два отряда – *Homocoela* и *Heterocoela*, причем все асконоидные, гомоцельные формы считались низшими губками, а гетероцельные – более продвинутыми.

Позднее в основу классификации было положено предложенное еще Биддером (Bidder, 1898) деление известковых губок на два подкласса, которое основывалось на комплексе эмбриологических и цитологических признаков (тип личинки и форма спикул и др.), но оно получило широкое признание лишь к концу XX века. Тогда стало очевидно, что накопленные знания о пути усложнения водоносной системы в сущности относятся только к губкам, ныне объединяемым в отряд *Leucosolenida*, а о представителях отряда *Clathrinida* мы имеем очень скудную информацию.

Важным последствием геккелевских представлений об эволюции от аскона к сикону и лейкону было формальное отнесение всех вновь описываемых форм к трем геккелевским морфотипам, поэтому выделение нового типа водоносной системы – «соленоида», сделанное Кавальканти и Клаутау (Cavalcanti, Klautau, 2011), достойно особенного внимания.

Обсуждаемые Бороевичем (Borojevic, 1979, 1990) и В.М. Колтуном (Колтун, докторская диссертация, 1983) два независимых пути усложнения водоносной системы *Clathrinida* сводились к ветвлению «асконоидных кормусов», либо образованию складок хоанодермы у представителей рода *Ascandra*. По мысли Колтуна последнее ведет к обособлению радиальных камер и формированию сиконоидного типа водоносной системы, однако в отряде *Clathrinida* нет сиконоидных форм, и невозможно построить морфологический ряд прямого преобразования аскона в лейкон.

Итак, в отряде *Leucosolenida* усложнение водоносной системы от асконоидного состояния к лейконоидному хорошо известно и идет через стадию сикона. У губок отряда *Clathrinida* аналогичное преобразование осуществляется через стадию соленоида, однако течение этого процесса к настоящему времени не описано. Его изучение на материале кла-

тринидных губок представляет собой наиболее актуальную задачу для дальнейшего развития классификации известковых губок.

Работа выполнена в рамках ГЗ АААА-А17-117030310207-3 с использованием материалов уникальной фондовой коллекции «УФК ЗИН РАН», рег. № 2-2.20.

### ХЕТОТАКСИЯ ГРУДИ ВИДОВ РОДА *Aedes* SENSU LATO: ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Н.А. Печникова, А.В. Разыграев, С.В. Айбулатов, А.В. Халин

Самки многих видов кровососущих комаров (*Diptera: Culicidae*) – активные кровососы человека и переносчики возбудителей опасных заболеваний (например, вируса Западного Нила). Корректная видовая диагностика переносчиков необходима для верной оценки их распространения, экологии и эпидемиологии, однако в случае повреждения материала (утраты щетинок и чешуек на груди и брюшке насекомого) определение видов бывает затруднено. Этим обусловлена актуальность разработки новых подходов к определению видов. Различные повреждения элементов хетотаксии могут быть получены кровососущими комарами как в течение жизни, так и при их сборе и длительном хранении материала. Для определения поврежденных экземпляров нами рекомендуется использовать показатели хетотаксии груди (количество щетинок на различных плеуритах). Однако, как показало текущее исследование, для некоторых видов рода *Aedes* это требует более глубокого и расширенного статистического анализа.

В рамках настоящего исследования мы проводили анализ хетотаксии плеуритов груди имаго (самок и самцов) видов рода *Aedes*. Нами были выбраны 9 видов из 8 подродов: *Aedes (Aedimorphus) vexans* (Meigen, 1830), *A. (Aedes) cinereus* Meigen, 1818, *A. (Rusticoidus) refiki* Medschid, 1928, *A. (Ochlerotatus) caspius* (Pallas, 1771), *A. (Ochlerotatus) pulcritarsis* (Rondani, 1872), *A. (Stegomyia) flavopictus* Yamada, 1921, *A. (Dahliana) geniculatus* (Olivier, 1791), *A. (Hulecoeteomyia) koreicus* (Edwards, 1917), *A. (Downsiomyia) nipponicus* La Casse & Yamaguti, 1948.

Для работы проводили двухсторонний подсчет постпронотальных, преалярных, задыхальцевых, мезэпистернальных, верхних и нижних мезэпимерных щетинок. Анализ полученных результатов проводился по критерию Манна-Уитни, ввиду многократных попарных сравнений групп различия признавались значимыми при  $p \leq 0.0001$  (коррекция уровня значимости выполнялась методом Бонферрони). Сравнение ко-

личества щетинок (сумм щетинок с правой и левой сторон) проводилось отдельно для самок и самцов. Полученные результаты представлены в виде медианы, минимального и максимального значений (Me[*min*; *max*]). В результате было установлено, что для большинства исследованных видов количество щетинок той или иной группы сильно варьирует и может различаться у одного вида и пола в 2 раза. Статистически значимое различие было выявлено между самками *A. refiki* и *A. pulcritarsis* по мезэпистеральным щетинкам (12.0[8.5;20.5] и 24.5[16.5;36.5],  $p=4 \cdot 10^{-6}$ ) и верхним мезэпимерным щетинкам (31.25[17.5;39.0] и 18.5[11.0;26.0],  $p=1.1 \cdot 10^{-5}$ ). Также найдено различие по количеству преалярных щетинок при сравнении самок *A. cinereus* (13.0[8.5;21.0]) с самками *A. vexans* (21.25[17.0;27.0],  $p=8.9 \cdot 10^{-9}$ ) и с самками *A. caspius* (25.0[19.5;38.0],  $p=1.4 \cdot 10^{-10}$ ).

Полученные результаты могут скорректировать диагностику имаго видов *A. refiki*, *A. pulcritarsis*, *A. cinereus*, *A. vexans* и *A. caspius*.

Работа выполнена на базе ЗИН РАН по госзаданию № АААА-А17-117030310209-7 на основе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20).

## ТРАНСМИССИВНЫЕ НЕМАТОДОЗЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

К.С. Полянина, А.Ю. Рысс

Трансмиссивные инфекции (Vector-borne diseases) – заболевания, распространяемые переносчиками. Цель исследования – описание жизненных циклов стволовых нематод и эволюционный анализ природы трансмиссии нематодозов древесных растений.

Исследование включает три модельные системы (патогенные ассоциации): а) голландская болезнь ильмовых (DED, Dutch Elm Disease), ассоциация короеда-переносчика р. *Scolytus* (Curculionidae: *Scolytus multistriatus*, *S. scolytus*), распространяющего гриб *Ophiostoma novo-ulmi* и вязовую нематоду *Bursaphelenhus ulmophilus*; б) суховершинность ясеня (ADD, Ash Dieback Disease): ассоциация переносчика *Hylesinus crenatus* (Curculionidae) с неидентифицированным офиостомовым грибом и новой для России и Беларуси стволовой нематодой *Bursaphelenchus crenati*; в) вилт дуба (AOD, Acute Oak Decline) локализуется в ботанических садах и дендропарках Москвы, Санкт-Петербурга, Поволжья и Республики Беларусь. Патогенная ассоциация: жук-переносчик

*Mesosa myops* (Cerambycidae), патогенная нематода *Bursaphelenchus fraudulentus* и *Ophiostoma* sp. (гриб древесной синевы).

**Природа трансмиссии.** В каждой из этих систем переносчик (V) распространяет не один, а, как минимум, два опасных патогена – гриб (P1) и нематоду (P2), т.е. заболевание носит характер усложненного микоза. Наиболее примитивной и обычной системой можно считать пример вилта дуба: болезнь имеет одного переносчика, несущего два патогена, которые поражают ослабленные деревья. Стресс-фактором (S!) выступает затрудненный дренаж почвы, S! + V+P1+P2 (AOD). Примером усложненной системы, где в ассоциации два переносчика и каждый несет свой патоген: 1) златка *Agrilus planipennis* (V1) – халаровый гриб *Chalara fraxinea* (P1); 2) заболонник (V2) – офиостомовый гриб (P2) – нематода (P3), может служить патогенная ассоциация ясеня, (V1+P1) + (V2+P2+P3) (ADD). Заметим, что роль стресс фактора (S!) в данном случае выполняет ассоциация златка – халаровый гриб (V1+P1), т.е. стресс-фактор физический заменен биотическим.

Патогенная ассоциация вяза: *Scolytus* spp. (V) – *Ophiostoma* spp. (P1) – *Bursaphelenchus ulmophilus* (P2) также служит примером усложненной системы, однако роль стресс-фактора (S!) в данном случае выполняет сам переносчик, транспортируя сразу два агрессивных организма, приводящих дерево к гибели. Вероятно, что в случае вяза второй переносчик (патогенный гриб) был утрачен в ходе эволюции, а заболевание, как и в случае инфекции ясеня, носит двухстадийный характер: 1) ослабление (S!) и 2) гибель от нематоды, V+P1+P2 (DED).

Примеры заболеваний ясеня и вяза – это усложненные случаи трансмиссивных инфекций, где в ассоциацию нематода-переносчик-хозяин внедряется внешний патоген (гриб), который резко меняет роль нематоды с деструктора в рамках детритной пищевой цепи на статус опасного патогена живого растения-хозяина. В таком случае важно иметь представление не только о предпочтениях переносчика к резервуарному хозяину, но также и об эволюционно обусловленной специфичности нематод к растениям-хозяевам. Для определения рисков развития заболеваний на других растениях-хозяевах были проведены фитотесты при участии нескольких древесных растений. В ходе тестов доказано наличие специфичности видов нематод к растениям, а также филогенетической памяти к прежним хозяевам группы видов (клады) нематод.

Два основных вывода:

1) Сообщества организмов трансмиссивных инфекций могут включать, кроме ассоциации резервуарного хозяина и переносчика,



также локальную ассоциацию двух переносчиков разных патогенов-синергистов;

2) Риски развития трансмиссивных инфекций должны учитывать специфичность самих нематод к растениям-хозяевам (прямую специфичность, выявляемую в эксперименте – фитотесте), а не только опосредованную переносчиком специфичность нематод к резервуарному растению-хозяину.

Работа поддержана грантом РФФИ № 17-04-00360а «Фауна короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) России и сопредельных стран: новый взгляд с позиции современной систематики, молекулярной филогенетики, биогеографии», проектом РАН «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (государственный регистрационный номер: АААА-А17-117030310322-3). В исследовании использована УНУ фондовая коллекция ЗИН РАН (нематоды).

### **ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫЕ ПРОЦЕССЫ В АВТОХТОННОЙ И ИНВАЗИВНОЙ ПОПУЛЯЦИЯХ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXURIDIS*: ЛАБОРАТОРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**

**С.Я. Резник<sup>1</sup>, А.Н. Овчинников<sup>1</sup>, А.А. Овчинникова<sup>1</sup>, Н.А. Белякова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Лаборатория экспериментальной энтомологии ЗИН РАН, Санкт-Петербург;

<sup>2</sup>Всероссийский институт защиты растений РАН, Санкт-Петербург

Объект нашего исследования – азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae), инвазивные популяции которой были обнаружены во многих странах Европы, Америки и Африки. Недавно этот злостный инвайдер был найден и на юге европейской части России, при этом юг Сибири – часть естественного ареала *H. axyridis*. В то время как европейская инвазивная популяция азиатской божьей коровки быстро продвигается на восток, автохтонная сибирская популяция очень медленно распространяется на запад. Более того, в XX в. *H. axyridis* неоднократно и безуспешно интродуцировали с Дальнего Востока на юг европейской России. Это позволяет предполагать, что европейская популяция *H. axyridis* отличается от автохтонных сибирских и дальневосточных популяций какими-то признаками, определяющими ее высокую инвазивность.

Мы исследовали влияние плотности популяции на развитие и репродуктивное созревание особей из автохтонной (Иркутск) и инвазивной (Сочи) популяций *H. axyridis*. В ходе опытов личинки и жуки

питались либо персиковой тлей *Myzus persicae*, либо менее пригодным кормом (яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella*). Плотность популяции коровки определялась числом особей, помещенных в стандартную чашку Петри.

Увеличение числа личинок, развивающихся в одной чашке Петри, даже в условиях избытка корма приводило к росту продолжительности развития и снижению веса отрождающихся имаго у особей из обеих популяций, питающихся тлями, но у особей из инвазивной популяции этот эффект выражен сильнее. Снижение выживаемости при увеличении числа личинок, развивающихся в одной чашке, происходило при питании обоими видами корма, но только у личинок из инвазивной популяции *H. axyridis*.

Частота межличиночного каннибализма существенно увеличивалась с весом потенциального хищника (большой личинки) и уменьшалась с весом потенциальной жертвы (меньшей личинки). Порог этой зависимости (50% частота каннибализма) наблюдался, когда одна личинка была в три раза больше другой. Личинки, которые до опыта питались тлями, были более склонны к каннибализму, чем те, которые питались яйцами зерновой моли. При прочих равных условиях особи из инвазивной популяции были более склонны к каннибализму, чем особи из автохтонной популяции. Жертвами каннибализма личинки из двух популяций становились с одинаковой частотой.

Длительность репродуктивного созревания (время от выхода из куколки до начала откладки яиц) увеличивалось с ростом числа самок в чашке только у представителей инвазивной популяции.

Судя по этим результатам, действие плотностно-зависимых факторов на динамику численности популяций *H. axyridis* существенно зависит от вида жертв. При этом личинкам и жукам из инвазивной популяции свойственна несколько бóльшая агрессивность взаимоотношений с конкурентами, что, возможно, послужило одной из предпосылок инвазии. Кроме того, бóльшая склонность к каннибализму увеличивает выживаемость личинок из инвазивных популяций азиатской божьей коровки в периоды отсутствия или низкой плотности популяции естественных жертв

Мы благодарны Л.С. Раменской и О.С. Безман-Мосейко за помощь в проведении опытов. Работа была поддержана средствами гранта РФФИ № 16-14-10031.

## ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ СТВОЛОВЫХ НЕМАТОД: КОСПЕЦИАЦИЯ ПАРАЗИТА С ЕГО ХОЗЯЕВАМИ ИЛИ ПЕРЕНОСЧИКА С ЕГО СИМБИОНТАМИ?

А.Ю. Рысс

Триксенный цикл ствольных нематод надсемейства *Aphelenchoidea* включает двух хозяев – древесное растение и древо-разрушающий гриб семейства *Ophiostomataceae* (серия «пропагативных» поколений), а также жука переносчика семейств *Curculionidae* или *Cerambycidae*, переносящего диапаузирующих личинок трансмиссивного поколения с инфицированного на незараженное дерево. В эволюции типа *Nematoda* первичными хозяевами для нематод-паразитов животных служили бактериотрофы, а для паразитов растений – микотрофы, о чем свидетельствуют консенсусные филогенетические деревья, построенные на молекулярных, морфологических и биономических признаках. И бактериотрофы, и микотрофы имеют личинок длительной диапаузы (дауров); они характеризуют сообщества начальной фазы сукцессии детритной пищевой сети. Микотрофы – компонент сообществ, разлагающих органику с высоким содержанием целлюлозы, т.е. мертвых растений, перерабатываемых преимущественно мицелием грибов. Ключевая адаптация фитонематод – пробивающий клеточную стенку стилет, сформированный из стилета микотрофов, служащего для перфорации мицелия, поэтому ясно, что первичным хозяином в цикле ствольных нематод был гриб.

Но что включено в цикл раньше: насекомое–переносчик или растение–хозяин? Гипотеза коэволюции гласит, что чем старше хозяин паразита, тем более узкой должна быть специфичность к нему паразита. Сколь критерий специфичности применим для очередности становления триксенного цикла? Из филогении ствольных нематод следует, что наибольшей специфичностью нематоды обладают по отношению к переносчику: каждый вид нематоды ограничен видами одного рода переносчика, а клада нематод – филогенетически близкими родами жуков. Специфичность нематод к растению–хозяину ограничена предпочтениями жуков-переносчиков. Полевые данные указывают на специфичность вида нематоды на уровне семейства растений. Данные опытов экспериментального заражения свидетельствуют, что специфичность нематод к древесным хозяевам существует и для вида природного хозяина, и для предполагаемого хозяина предка филогенетической клады вида нематод, т.е. специфичность нематоды к растению шире, чем к переносчику. Специфичность нематоды к видам

грибов в лабораторной культуре чрезвычайно широка, таким образом специфичность нематод к их симбионтам обратна представлениям о последовательности включения хозяев в жизненный цикл нематод.

Кажущееся противоречие правилу параллельной эволюции паразит–хозяин экологически обусловлено. Дерево в цикл включено как мертвый объект деструкции, взаимоотношения с живым хозяином сформированы позже симбиоза с грибом и переносчиком. Офиостомовые грибы узко специфичны к переносчику, как и нематоды, поэтому в ассоциации переносчика каждый фронт узко специфичен к носителю. И нематода, и гриб имеют сходную локализацию на теле переносчика, но филогенетически они не связаны друг с другом, а привязаны к переносчику по отдельности, поэтому эволюционирует не система паразит–хозяин, а две независимые друг от друга системы переносчик–симбионт.

Этот дуализм и частичная независимость двух агентов паразитарной инфекции ведет к набору их разных сочетаний, большинство из которых безвредно и служит лишь для деструкции уже мертвого растения. В небольшой части этих сочетаний грибы и нематоды служат синергистами опасных болезней растений, ведущих к эпифитотиям. Для переносчика выгодны оба варианта взаимоотношений с растением–хозяином, поскольку для яйцекладки и развития личинок жука необходимо ослабленное или умершее в результате нематодно-грибной инфекции дерево.

Поддержка: ГНТ: АААА-А17-117030310322-3; РФФИ № 17-04-01397; РНФ 19-74-10042.

**СЛЕДЫ «ФИЗИЧЕСКИХ» ЭКСПЕДИЦИЙ  
АКАДЕМИИ НАУК 1768–1774 ГГ. В КОЛЛЕКЦИЯХ  
ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН**

**Н.В. Слепкова**

В 2018 г. исполнилось 250 лет с начала работы так называемых «физических» экспедиций 1768–1774 гг., организованных Академией наук и работавших в Поволжье, на Урале, европейском севере, в Сибири, Прикаспии, на Кавказе. Участниками экспедиции были П.С. Паллас, И.И. Лепехин, С.Г. Гмелин, И.П. Фальк, И.Г. Георги, И.А. Гильденштедт, Н.П. Рычков, Н.Я. Озерецковский. Сборы физических экспедиций XVIII века привлекают внимание систематиков, поскольку экспедиции работали в период, когда животным давали названия, признаваемые

в наши дни валидными и типовые экземпляры которых хотелось бы иметь под рукой. Для Зоологического института деятельность этих экспедиций имеет большое значение, поскольку в их составе работал (в числе прочих) П.С. Паллас, чьи труды фактически составили первые страницы описания животного мира нашей страны.

Поиском сборов этого периода занимались не раз, но проблема по-прежнему не решена в полной мере, поскольку для материалов XVIII века из нашей коллекции по большей части не сохранилось прямых указаний на сборщиков, и относительно происхождения конкретного экземпляра из Кунсткамеры необходимо выстраивать целую систему аргументации. Вместе с тем сборы «физических» экспедиций могут скрываться среди материалов, помеченных словом «Кунсткамера» и происходящих из соответствующих районов работ. Некоторые сведения о коллекциях XVIII века были доложены автором в ходе празднования 300-летия Кунсткамеры (Слепкова, 2014).

Непреложным остается факт, что сохранившегося очень немного. Вопрос, когда и куда исчезли эти коллекции, продолжает волновать исследователей. Можно выделить четыре разные задачи в отношении изучения материалов «физических» экспедиций: 1) выяснение того, что было привезено или прислано их участниками в музей; 2) выяснение того, что зафиксировано как имевшееся в наличии в разные периоды истории музея; 3) выяснение того, что из собранного, возможно, продолжает храниться в составе нашей коллекции, и, наконец, 4) выяснение того, где, помимо Зоологического института, могут храниться сборы участников «физических экспедиций».

Изучение доступных источников свидетельствует о том, что зоологические сборы «физических» экспедиций к моменту создания Зоологического музея на основании коллекций Кунсткамеры, хоть и не в полном объеме, но все же хранились как в Петербурге, так и в других местах (например, в Берлине, где их видел еще Бэр, или в Париже). Имевшиеся в коллекции Кунсткамеры и Зоологического музея в СПб предметы обнаруживаются в ряде описей этого времени, позволяющих предположительно проследить их судьбу. К моменту вступления Ф.Ф. Брандта в должность директора материалы экспедиций, хранившиеся в Петербурге, были в плохом состоянии. В несколько лучшем положении была палеонтологическая коллекция. Палласовский носорог до сих пор экспонируется в Зоологическом музее ЗИН РАН. Некоторые испорченные временем предметы были уничтожены сразу (например, птицы были массово «списаны» в 1833 г.). В течение последующих лет заменяли и другие экземпляры. Основная причина, что Брандт

не сохранил того, что застал в музее из этих сборов, в том, что ни сами участники экспедиций, ни Брандт не знали о значении, которое впоследствии будут придавать типовым экземплярам, и не ставили себе целью сохранять именно их, но старались заменить на экземпляры лучшей сохранности. Попадание некоторых коллекций в Германию, где их и сейчас можно обнаружить, связано с биографией Палласа, устраненного от двора и завершавшего свою работу в Крыму и Германии. Круг профессионального общения Палласа главным образом находился за границей, преимущественно в Германии, Франции, Англии, почему туда и попали его материалы. Паллас относился к добытым коллекциям в значительной степени как к своей собственности: коллекции в этот период были предметом купли–продажи.

Поиск предметов из «физических» экспедиций среди коллекционных сборов ЗИН РАН, утративших информацию о сборщике (с пометой «Кунсткамера») и относящихся к нашей фауне, может быть продолжен.

Номер темы: АААА-А17-117030310208-0. Руководитель – к.б.н. А.Н. Тихонов.

## **СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТЕРМИНАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ ТЕЛА АННЕЛИД**

**В.В. Старунов**

Большинство представителей современных Bilateria обладают чертами метамерной организации. Наиболее ярко метамерия выражена у кольчатых червей, тело которых можно подразделить на три отдела: простомиум, ряд туловищных сегментов и пигидий. При этом простомиум и пигидий традиционно считаются несегментными образованиями, не гомологичными туловищным сегментам. Простомиум содержит церебральный ганглий и довольно хорошо изучен, пигидий же, напротив, до сих пор остается практически не исследованным. Целью данной работы является выявление основных особенностей строения и развития неметамерных образований у кольчатых червей.

Материалом для данной работы послужили сборы, проведенные на Белом, Баренцевом и Японском морях. Собраны и зафиксированы более 70 видов полихет, относящихся к 34 различным семействам. Данный материал лег в основу сравнительного исследования организации мускулатуры и иннервации пигидия с использованием конфокального сканирующего микроскопа, а также сравнительного гистологического и ультраструктурного исследования организации данного отдела тела.

Полученные в ходе работы результаты были сопоставлены с современными представлениями о системе кольчатых червей и позволили выявить ряд закономерностей. Во-первых, базовым планом строения мускулатуры пигидия у полихет, по всей видимости, является кольцевая мышца, выполняющая, вероятно, роль сфинктера задней кишки. Во-вторых, базовый план иннервации пигидия в группах *Ergantia* и *Sedentaria* изначально был сходен. Вероятно, у гипотетического общего предка эррантных и седентранных полихет иннервация пигидия могла соответствовать таковой у современных *Ergantia*, принадлежащих к отряду *Phyllodocida*. В-третьих, вопреки ожиданиям, строение пигидия у «базально ответвляющихся» групп аннелид существенно отличается от большинства других аннелид. Возможно, схема иннервации пигидиального отдела тела с развитой комиссурой, продольными и циркумпиридиальными нервами можно считать синапоморфией таксона *Pleistoannelida*.

Проведенные нами ранее гистологические и ультраструктурные исследования на полихетах семейства *Nereididae* выявили наличие внутри пигидия полости, аналогичной по своему строению целомам туловищных сегментов. Наличие целомической полости в составе пигидия противоречит классическим представлениям о строении данного отдела тела. Для того чтобы определить, насколько такое строение пигидия распространено среди аннелид, нами было предпринято сравнительное гистологическое и ультраструктурное исследование строения пигидия у представителей 26 видов, относящихся к 19 различным семействам. Проведенный анализ позволил установить, что обнаруженная ранее у представителей *Nereididae* полость в пигидии не характерна для других представителей кольчатых червей. По всей видимости, полость пигидия не гомологична целомам туловищных сегментов и может либо являться следствием увеличения размеров, либо может нести функцию гидроскелета.

Кроме того, с целью выявления начальных этапов формирования неметамерных отделов тела аннелид в ходе онтогенеза было проведено детальное исследование развития нервной системы полихеты *Platynereis dumerilii*. Изучено развитие серотонин- FMR-амид- и катехоламинергических систем. Показано, что начальное развитие нервной системы происходит из двух зачатков: переднего и заднего, расположенных в областях будущего простомиума и пигидия. Брюшная нервная цепочка изначально формируется на основе каркаса, образованного парными отростками первого пионерного нейрона. Формирование ганглиев туловищных сегментов происходит последователь-

но в передне-заднем направлении, что плохо согласуется с теорией первичной гетеронормности сегментов П.П. Иванова. По сравнению с исследованными ранее другими видами полихет развитие *P. dumerilii* представляется упрощенным вследствие лецитотрофии.

Работа выполнена по бюджетной теме АААА-А19-119020690076-7 с использованием оборудования ЦКП «Таксон».

## **АЛЛОМЕТРИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ РАКОВИНЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА *LITTORINA***

**З.И. Старунова**

Популяции разных видов литорин являются типичным компонентом приливно-отливной зоны и широко распространены в самых различных биотопах литорали вдоль побережья Белого и Баренцева морей в России. Моллюски рода *Littorina* очень изменчивы по внешним морфологическим признакам, в особенности окраски, структуры и формы раковин. Изменчивость может быть связана с микро- и макрогеографическим распространением видов, вертикальной зональностью или микробиотопическим распределением. Аллометрический рост раковины также может рассматриваться как видоспецифичная характеристика, однако характер аллометрии в свою очередь может быть подвержен изменениям под действием окружающих условий обитания организма.

Методы геометрической морфометрии были использованы для анализа морфологических изменений формы раковины в связи с различными экологическими факторами, географическим местоположением и заражением партенитами трематод.

Популяции *L. saxatilis* на Баренцевом и Белом морях обитают в условиях различной степени волнового воздействия, режима солености и зонального распределения на литорали. Исследовали два типа выборок: анализ моллюсков разного возраста (от 1 до 6 лет) и анализ индивидуальных последовательных возрастных стадий (на спилах раковины). Наши данные подтвердили результаты по популяциям из других географических регионов по побережью Северной Атлантики: *L. saxatilis* из прибойных местообитаний имеют раковины с более крупным устьем и более низкими завитком, тогда как у моллюсков из умеренных популяций – удлиненные завитки. Все изученные популяции на Белом море характеризовались аллометрическим ростом раковины. Форма раковины эмбрионов *L. saxatilis* не отличалась ни



между морями, ни между популяциями. Однако анализ последовательных возрастных групп показал, что быстрый рост в первые 2–3 года жизни сопровождался значительными аллометрическими изменениями, которые были характерны как для прибойных, так и для умеренных берегов.

Следовательно, моллюски старше 3 лет приобретали типичные «прибойные» и «умеренные» морфотипы раковин. Эти данные были получены в результате анализов по обоим типам выборок. Наши данные подтверждают гипотезу о том, что различия в форме раковин в популяциях формируются в результате реализации различных программ аллометрического роста, которые специфичны для определенных местообитаний.

Были обнаружены значимые различия в форме раковины в популяциях, которые отличаются по степени воздействия волн, солености, заражению паразитами и географическому региону, а также зональному положению на литорали, для разных видов рода *Littorina*. Анализ формы показывает, что *L. saxatilis* имеет самый высокий уровень морфологической пластичности среди других исследованных видов литорин. Все эти морфологические признаки, по-видимому, имеют адаптивное значение и могут развиваться независимо в разных местах различными видами *Littorina*.

Работа выполнена по бюджетной теме АААА-А19-119020690076-7.

## **ПОИСК МАГНИТОРЕЦЕПЦИИ В СЕТЧАТКЕ ДОМАШНИХ ГОЛУБЕЙ *COLUMBA LIVIA***

**Н.С. Чернецов<sup>1,2,3</sup>, А.Ю. Ротов<sup>2</sup>, Р.В. Чербунин<sup>2,3</sup>,  
К.В. Кавокин<sup>2,3</sup>, Л.А. Астахова<sup>2</sup>, М.Л. Фирсов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

<sup>2</sup>Институт эволюционной физиологии и биохимии  
им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург;

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет

Известно, что птицы могут использовать магнитное поле (МП) Земли для своей ориентации и навигации. Сенсорный механизм восприятия МП у птиц не выяснен. К настоящему времени накоплены данные поведенческих исследований, согласно которым работа магнитного компаса птиц светозависима и, более того, зависит от длины волны света. Предположительно первичными сенсорными молекулами при восприятии

МП у птиц являются белки криптохромы, которые были обнаружены в клетках сетчатки. В настоящей работе мы оцениваем, может ли МП модулировать зрительные сигналы, возникающие в сетчатке птиц. Материалом служила сетчатка домашних голубей *Columba livia*.

Активность сетчатки голубей регистрировали методом электроретинографии (ЭРГ) *ex vivo*. МП вокруг камеры с изолированной сетчаткой модулировали тремя ортогональными парами колец Гельмгольца; для обнаружения модулирующего влияния МП на ЭРГ были использованы два протокола: 1) Вспышки света подавали при двух направлениях МП (перпендикулярном и параллельном плоскости сетчатки), полученные фотоответы сравнивали. Световые стимулы генерировали синим или красным светодиодом ( $\lambda_{\text{max}}$  470 и 630 нм, соответственно), так как ранее было показано, что птицы способны ориентироваться при освещении синим, но не красным светом. 2) Вектор МП вращали в плоскости, перпендикулярной плоскости сетчатки при красной или синей фоновой засветке.

Нами было показано небольшое, но статистически значимое влияние направления МП на амплитуду полунасыщенных фотоответов изолированной сетчатки голубей *Columba livia* на синие вспышки, которого не наблюдается при стимуляции красным светом. Данный результат согласуется с поведенческими данными о спектральной чувствительности магнитного компаса птиц. Выявленный эффект наблюдался при амплитуде МП 50 мкТл, однако не воспроизводился, когда амплитуда составляла 300 мкТл, что может свидетельствовать о существовании амплитудного окна, т.е. специфической настройки магнитного компаса в сетчатке к реально существующим в природе величинам МП. Вращение вектора МП не оказало воздействия на спектр мощности ответа сетчатки. Метод ЭРГ позволяет регистрировать работу сетчатки в целом, а поэтому нельзя исключить возможность того, что сенсорный механизм магнитного компаса работает лишь в отдельных клетках сетчатки, что могло бы объяснить небольшую величину выявленного эффекта. Планируется проведение аналогичных электрофизиологических исследований с выделением ответов отдельных типов клеток сетчатки.

Исследование поддержано грантом РФФ 16-14-10159.

## КЛАДОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ГОСТАЛЬНОЙ СПЕЦИФИЧНОСТИ ГАЛЛОВЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *TRISETACUS* НА ХВОЙНЫХ: ПЕРВЫЕ ИТОГИ

Ф.Е. Четвериков<sup>1</sup>, М.С. Бурлаковский<sup>2</sup>,  
С.С. Папонова<sup>2</sup>, С.И. Сухарева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет

Галловые клещи (Acariiformes, Eriophyoidea) – аберрантная группа микроскопических хелицеровых, адаптированных к фитопаразитизму. С голосеменными связано порядка 200 видов, из них около трети (≈60 видов) принадлежит к роду *Trisetacus* Keifer, 1952. Большинство видов этого рода описано из Голарктики с сосновых (Pinaceae) и кипарисовых (Cupressaceae). Места локализации трисетакусов на хвойных включают: почки, микро- и мегастробилы (у можжевельников), пространства под чешуями и обертками в основании годичных побегов и игл (сосны, ели, пихты), а также бороздки между чешуевидными листьями (на кипарисовых). Некоторые виды рода *Trisetacus* вызывают деформацию игл и побегов, некроз тканей, а также образование коровых галлов (на соснах).

На протяжении последних 50 лет трижды предпринимались попытки исследовать структуру рода *Trisetacus* как на основе морфологических признаков (Smith 1984; Багнюк и др. 1995), так и методами молекулярно-филогенетического анализа (Lewandovski et al. 2014). Однако, неполнота первоописаний видов, высокая морфологическая изменчивость клещей и малое число анализируемых видов не позволили авторам решить эту задачу. На обширном материале из Евразии и Северной Америки нами была поставлена цель реконструировать филогению рода *Trisetacus* молекулярными методами и найти морфологические признаки, которые могут маркировать клады, выявленные в молекулярно-филогенетическом анализе.

Предварительные результаты анализа частичных последовательностей трех генов клещей (COI, hsp70, D2 28S) показал следующее. (1) Род *Trisetacus* включает два кластера видов, связанных с разными семействами хозяев – Pinaceae и Cupressaceae. (2) Внутри кластеров присутствуют монофилетические группы, это: группа «почковых» и «оберточных» клещей на елях, пихтах и кедрах; «чехликовые» клещи на соснах; и две группы видов на кипарисовых, в одной из которых наблюдается утрата щетинок конечностей и значительное уменьшение

размеров тела. (3) На плоскочеточнике и можжевельниках обнаружены комплексы криптических видов трисетакусов, исходно связанных с хозяевами американского и азиатского происхождения, но при этом способных к переходу на новых хозяев из разных родов кипарисовых в области их интродукции (лесопитомники и парки Крыма и Кавказа).

Рассмотрение рисунков дорзальных щитков трисетакусов показало, что этот признак подвержен значительному варьированию, и хотя группы близких видов имеют сходные рисунки, использовать данный признак для реконструкции филогении рода пока не удастся. Сравнительный анализ внутренних кутикулярных гениталий трисетакусов методом конфокальной микроскопии показал четкое различие элементов сперматекового аппарата между видами клещей, связанными с разными группами хозяев: (а) у клещей с кипарисовых каплевидная или вытянутая сперматека и прямой сперматековый канал; (б) у «чехликовых» основных клещей круглая сперматека (горошина) и тонкий изогнутый канал; (в) у почковых клещей с пихт, елей и кедров гигантская шарообразная сперматека и широкий канал, часто с медиальным расширением.

Полученные данные свидетельствуют о том, что наиболее вероятный сценарий эволюции рода *Trisetacus* на хвойных, включает базальную дивергенцию рода между крупными группами растений-хозяев и дальнейшую экологическую диверсификацию внутри этих групп хозяев. Для продолжения работ необходимо изучение материалов с южно-американских и австралийских эндемичных голосеменных, а также проведение анализа более длинных фрагментов маркерных генов.

Молекулярно-филогенетические исследования и работы на конфокальном микроскопе выполнены при поддержке гранта РФФИ 19-04-00127; таксономический анализ рода *Trisetacus* выполнен в рамках программы АААА-А19-119020790133-6.

## **ОБ ОБОСОБЛЕННОСТИ РОДОВ *BLAPS* И *LITHOBLAPS* (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE)**

**И.А. Чиграй**

Род *Blaps* Fabricius, 1775 является крупнейшим в трибе Blaptini и традиционно включал более 250 палеарктических видов, относимых к 4 под родам (*Blaps* s. str., *Arenoblaps* G.S. Medvedev, 1999; *Dineria* Motschulsky, 1860 и *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978), однако система рода и подтрибы Blaptina в целом остается недостаточно обоснованной. При этом наиболее многочисленный (около 230 видов) подрод *Blaps*, s.

str. следует разделить на две монофилетические группы, которые могут рассматриваться как обособленные таксоны родового ранга, причем подроды *Arenoblaps*, *Dineria* и *Prosoblapsia* следует объединять с одной из этих групп.

А.Ж. Солье (Solier, 1848) выделил несколько групп видов в роде *Blaps*. Позже В. Мочульский (Motschulsky, 1860) предложил несколько родов, в которые он поместил виды, ранее описанные в роде *Blaps* и дополнил их новыми видами. Э. Аллар (Allard, 1882) изменил эту систему, понизив ранг большинства выделенных Мочульским родов, оставив в роде *Blaps* 10 подродов. В дальнейшем Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) существенно усовершенствовал систему *Blaps*, разделив род на два отдела по строению подкоготковой пластины вершинного тарзомера (у видов I-го отдела эта пластина острая на вершине, а у видов II-го – прямая или широко закругленная). Если оба отдела отражают родственные отношения, то группы, выделенные Зайдлицем внутри отделов, в большинстве формальные. Система Зайдлица с небольшими изменениями используется многими колеоптерологами и поныне. Позже Н.Г. Скопин (1960) на основании изучения личинок трибы *Blaptini* восстановил род *Lithoblaps* Motschulsky, 1860, полностью соответствующий I отделу Зайдлица. Скопин показал, что личинки первого и второго отделов существенно отличаются от остальных *Blaps* и даже от других родов подтрибы *Blaptina*. Однако мнение Скопина не нашло поддержки среди коллег: Г.С. Медведев (2001) указывал, что по основным морфологическим признакам род *Blaps* не может быть разделен на два отдельных рода.

Филогенетическая модель, построенная с использованием морфологических признаков средиземноморских представителей рода (Condamine et al., 2011), в общих чертах совпадает с филогенетической реконструкцией на основе генетических маркеров (Kergoat et al., 2014), в которой *Blaps* распадается на 2 клады: *Blaps* s. str. + «Mediterranean *Blaps*» (далее – *Lithoblaps*). В комбинированных моделях, объединяющих морфологические признаки и генетические маркеры, род *Blaps* также распадается на две монофилетичные ветви: *Blaps* s. str. + *Lithoblaps* (Condamine et al., 2013), либо триба *Blaptini* распадается на 2 крупные ветви: *Blaps* s. str. + [(*Gnaptorina* Reitter, 1887) + (*Prosodes* Eschscholtz, 1829) + *Gnaptor* Brullé, 1832) + (*Lithoblaps*)] (Soldati et al., 2017).

Анализ морфологических структур имаго и личинок показал, что комплекс подродов *Blaps* s. str., *Arenoblaps*, *Dineria* и *Prosoblapsia* (*Blaps* Fabricius, 1775) отличается от *Lithoblaps* четкими признаками, которые делают hiatus между последним таксоном и остальными

подродовыми таксонами в роде, сопоставимым с таковым между другими родами *Blaptini*. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine, et al. 2013) в реконструкции филогении средиземноморских групп рода показали раннее обособление ветви *Blaps s. str.* и ветви *Lithoblaps*, определяя его возраст не позднее раннего олигоцена, поэтому предлагается рассматривать *Lithoblaps* и *Blaps* как самостоятельные роды, которые могут диагностироваться по следующим особенностям:

*Blaps s. str.* Имаго. Подкоготковая пластина прямая или широко закругленная, прямоугольной или трапециевидной формы. Средние и задние бедра самца с внутреннего вентрального края гладкие. Ментум без углубления у середины переднего края. Вершинные антенномеры (8–11) длинные, отношение их совместной длины к таковой антенномеров 6–7 – 1.47. Личинка. Лабрум на наружной поверхности с поперечным рядом из 6–8 коротких щетинок и впереди от нее с двумя симметричными боковыми группами по 5–6 щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков. Вершина брюшного тергита IX с длинным шипообразным выростом и парными шипиками.

*Lithoblaps*. Имаго. Подкоготковая пластина острая или узко закругленная, треугольной или копьевидной формы. Средние и задние бедра самца с внутреннего вентрального края зубчатые. Ментум с углублением у середины переднего края, редко без него. Вершинные антенномеры (8–11) короткие, отношение их совместной длины к таковой антенномеров 6–7 – 1.2. Личинка. Лабрум на наружной поверхности с поперечной группой из 10–12 щетинок и впереди от нее с рядом из 17–24 длинных щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с 2–3 рядами многочисленных шипиков. Вершина брюшного тергита IX без длинного шипообразного выроста.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания АААА-А19-119020690101-6 и поддержана грантом РФФИ № 18-04- 00243-а.

**КОНФЛИКТЫ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ И  
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ У ЧЕШУЕКРЫЛЫХ  
НАСЕКОМЫХ: ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ  
ЖЕЛТУШЕК РОДА *COLIAS* (LEPIDOPTERA, PIERIDAE)**

**Н.А. Шаповал, Г.Н. Куфтина, А.В. Гагарина**

Метод ДНК-баркодинга (ДНК-штрихкодирования) в настоящее время широко используется в современных таксономических исследованиях как основной инструмент определения и делимитации

видов и реконструкции филогенетических отношений. Исследования фаун ночных и дневных чешуекрылых различных регионов, основанные на ДНК-баркодинге, показывают, что в более чем 90% случаев этот подход позволяет проводить объективную видовую идентификацию. Тем не менее существуют как отдельные виды, так и целые таксономические группы, в которых однозначная таксономическая интерпретация результатов, полученных на основе изучения митохондриальных ДНК-баркодов, невозможна. Одной из таких групп являются желтушки рода *Colias*.

Род *Colias*, согласно последним представлениям, включает порядка 85 таксонов видового ранга, большинство из которых распространено в Голарктике. Традиционно используемые для видовой диагностики признаки, такие как строение гениталий, практически не работают в этой группе насекомых. Данное обстоятельство, наряду с характерной для некоторых видов морфологической изменчивостью, привело к тому, что многие таксоны имеют крайне противоречивую трактовку в литературе (статус ряда описанных таксонов может варьировать от внутривидовых форм и подвидов до самостоятельных видов). В подобных случаях привлечение молекулярных данных (в частности, митохондриальных ДНК-баркодов) часто позволяет разрешить существующие таксономические противоречия. Однако попытки реконструировать филогению желтушек рода *Colias* на основе данных баркодинга привели лишь к ещё большей таксономической путанице: оказалось, что митохондриальные ДНК-баркоды многих видов, в том числе и хорошо диагностируемых морфологически, не образуют видоспецифичных дискретных кластеров.

В ходе проводимого нами комплексного исследования чешуекрылых Палеарктики с помощью подхода, основанного на анализе мультилокусных молекулярных данных и методов популяционной генетики, нами были детально изучены случаи конфликтов молекулярных маркеров и морфологических признаков для ряда таксонов рода *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). Показано, что основными причинами несоответствия митохондриальных баркодов традиционным видовым границам являются замещение митохондрий (митохондриальная интрогрессия) в результате межвидовой гибридизации, а также заражение бактериями рода *Wolbachia*.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 18-34-00756, 17-04-00828, 17-04-00754.

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Н.В. Аладин, В.И. Гонтарь, Л.В. Жакова, И.С. Плотников, А.О. Смуров.</i> Нерешенные проблемы Аральского моря . . . . .	3
<i>Н.В. Алексеева.</i> Анаморфоз у пикногонид (Chelicerata: Pycnogonida) . .	4
<i>Л.Н. Анисюткин.</i> Уховертки подсемейства Anataeliinae (Dermaptera, Pygidicranidae) – возвращение разорванного ареала . . . . .	5
<i>Д.А. Аристов.</i> Роль ключевого вида в организации литорального сообщества на Белом море (на примере хищного брюхоногого моллюска <i>Amauropsis islandica</i> (Naticidae: Caenogastropoda) . . . . .	7
<i>К.Л. Биягов.</i> Распределение фауны полихет в ковшовой губе Лов . . . .	8
<i>В.Н. Булюк, А.Ю. Синельщикова, М.Ю. Марковец, К.В. Большаков.</i> Ночная миграция птиц в Хакасии . . . . .	9
<i>О.С. Воскобойникова, А.М. Орлов, С.Ю. Орлова, О.Ю. Кудрявцева, М.В. Назаркин, Н.В. Чернова, О.А. Мазникова.</i> Родственные отношения и эволюция круглоротых рыб семейства Cyclopteridae (Cottoidei) . .	11
<i>Д.А. Гапон.</i> Случай межродового спаривания в семействе Rhopalidae (Heteroptera) с точки зрения гипотезы «ключ–замок» . . . . .	13
<i>В.И. Гонтарь, Т.А. Шаранова.</i> Мшанки континентальных водоемов Западной Сибири . . . . .	15
<i>С.Д. Гребельный.</i> Трудности классификации Anthozoa: ошибки при употреблении морфологических и молекулярных маркеров . . . . .	16
<i>И.Г. Данилов.</i> Исторический анализ классификаций черепах в эволюционный период . . . . .	18
<i>Н.В. Денисенко, М.Е. Бличер.</i> Разнообразие и биогеографический состав фауны Вгуюзоа в гренландских водах арктического региона . . . .	20
<i>И.В. Доронин, М.А. Доронина, Л.Я. Боркин, К.М. Дерюгин</i> и изучение ящериц Кавказа (Lacertidae) . . . . .	21
<i>Е.В. Дубинина, С.В. Миронов.</i> Из истории изучения акариформных клещей – паразитов млекопитающих в Зоологическом институте РАН	23
<i>Н.Е. Журавлева, С.Г. Денисенко.</i> Видовой состав и распределение Hydrozoa в Баренцевом море . . . . .	26
<i>А.А. Мирялюбов.</i> Прямой контакт паразита с нервной системой хозяина как один из аспектов паразито-хозяинного взаимодействия на примере корнеголовых ракообразных (Cirripedia: Rhizocerphala) и их хозяев (Crustacea: Decapoda) . . . . .	27
<i>Е.А. Нефедова.</i> Усложнение строения водоносной системы у известковых губок (Calcarea): от классических представлений к современной классификации . . . . .	28
<i>Н.А. Печникова, А.В. Разыграев, С.В. Айбулатов, А.В. Халин.</i> Хетотаксия груди видов рода <i>Aedes</i> sensu lato: диагностические признаки . . .	30
<i>К.С. Полянина, А.Ю. Рысс.</i> Трансмиссивные нематодозы древесных растений . . . . .	31



С.Я. Резник, А.Н. Овчинников, А.А. Овчинникова, Н.А. Белякова. Плотностно-зависимые процессы в автохтонной и инвазивной популяциях азиатской божьей коровки <i>Harmonia axyridis</i> : лабораторное исследование . . . . .	33
А.Ю. Рысс. Эволюция жизненных циклов стволовых нематод: коспециация паразита с его хозяевами или переносчика с его симбионтами? . . . . .	35
Н.В. Слепкова. Следы «физических» экспедиций Академии наук 1768–1774 гг. в коллекциях Зоологического института РАН . . . . .	36
В.В. Старунов. Строение и развитие терминальных отделов тела аннелид. . . . .	38
З.И. Старунова. Аллометрия и изменчивость формы раковины моллюсков рода <i>Littorina</i> . . . . .	40
Н.С. Чернецов, А.Ю. Ротов, Р.В. Чербунин, К.В. Кавокин, Л.А. Астахова, М.Л. Фирсов. Поиск магниторецепции в сетчатке домашних голубей <i>Columba livia</i> . . . . .	41
Ф.Е. Четвериков, М.С. Бурлаковский, С.С. Папонова, С.И. Сухарева. Кладогенез и формирование гостальной специфичности галловых клещей рода <i>Trisetacus</i> на хвойных: первые итоги . . . . .	43
И.А. Чиграй. Об обособленности родов <i>Blaps</i> и <i>Lithoblaps</i> (Coleoptera, Tenebrionidae) . . . . .	44
Н.А. Шаповал, Г.Н. Куфтина, А.В. Гагарина. Конфликты молекулярных маркеров и морфологических данных у чешуекрылых насекомых: популяционно-генетический анализ желтушек рода <i>Colias</i> (Lepidoptera, Pieridae) . . . . .	46

Составитель *П.В. Кияшко*  
Редактор *Т.А. Асанович*  
Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

---

Подписано в печать 4.04.19. Формат 60×84  $\frac{1}{16}$ .  
Объем 2.53 п. л. Тираж 50 экз.

---

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1

Для заметок

Для заметок